©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

BEITRAGE ZUR ENTOMOLOGIE

6. BAND · NUMMER 3/4 · BERLIN · AUGUST 1956

# Versuch einer zusammenfassenden Darstellung der postembryonalen Entwicklung der Insekten

## Die Gradient-Faktor-Theorie der Insektenmetamorphose

Von VLADIMÍR J. A. NOVÁK

Biologisches Institut der Tschechoslovakischen Akademie der Wissenschaften, Prag

(Mit 10 Textfiguren)

Inhalt

Einleitung
Terminologische Bemerkungen
Morphologische Erkenntnisse
Histologische Erkenntnisse
Physiologische Erkenntnisse
Aktivationshormon
Häutungshormon (Ecdysin)
Juvenilhormon (Neotenin)
Der „Gradient-Faktor"
Gradient-Faktor-Theorie der Metamorphose
Entstehung und Entwicklung der Metamorphose
Entstehung und Entwicklung des Puppenstadiums
Entwicklungsstörungen und besondere Fälle der Metamorphose
Diskussion
Nachwort
Zusammenfassung
Literatur

## Einleitung

Die große Menge neuer Erkenntnisse auf dem Gebiet der sogenannten Metamorphosehormone der Insekten, die sich im Verlaufe der letzten zwanzig Jahre angesammelt hatten, führte anfangs zu einer gewissen Verwirrung in den bisherigen Anschauungen über das Wesen der Metamorphose, die bis zu dieser Zeit das Ergebnis von Beobachtungen vorstellten, welche von der klassischen beschreibenden Morphologie angehäuft worden waren. Es wurden Versuche unternommen, das Wesen der Metamorphose auf rein experimenteller Grundlage vom entwicklungsmechanischen Standpunkt aus zu erklären. Diese Versuche konnten allerdings bei Überwindung der hauptsächlichsten Schwierigkeiten und scheinbaren Widersprüche keinen größeren Erfolg haben, als etwa jene, lediglich auf Beobachtungen und morphologische Kenntnisse gestützten Schlußfolgerungen. Erst in den Arbeiten der letzten Jahre ist ein Bestreben nach synthetischer Auswertung aller bisher erzielten Ergebnisse zu bemerken. Zu diesen gehört auch die hier besprochene sogenannte Gradient-Faktor-Theorie der Metamorphose, die der Verfasser in groben Umrissen zum ersten Male im Jahre 1951 (a, b) veröffentlicht hatte.

Zu dem Versuch um eine Gesamtkonzeption der Metamorphose, die für die ganze Insektenklasse Gültigkeit haben soll, wurde der Verfasser durch Versuche mit der Beeinflussung der Metamorphose an der Wanze *Oncopeltus fasciatus Dal.* (*Lygaeidae*)



DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



veranlaßt, die er im Jahre 1948 auf Anregung Prof. Wigglesworths begonnen hatte. Die aus dieser Arbeit sich ergebende weitreichende Generalisation scheint ihre Berechtigung zu finden in dem vom Verfasser erbrachten Beweis der Ordnungs-Unspezifität des Inkrets der Corpora allata, des sog. Juvenilhormons, für die Ordnungen *Blattodea* (*Periplaneta americana L.*) und *Hemiptera* (*Oncopeltus fasciatus Dal.*) (Novák, 1949, 1951 a). Seither wurde dieser Beweis von Wigglesworth (1951) und unabhängig von diesem, fast gleichzeitig, von Piepho (1951) für die Ordnungen *Orthoptera* und *Lepidoptera* bestätigt.

*Oncopeltus fasciatus* zeigte sich, wie Wigglesworth vorausgesetzt hatte, für diese Versuche besonders geeignet, und zwar dank ihrer sehr ausgeprägten schwarzen Zeichnung, die bei der Nymphe auf jene Körperteile beschränkt ist, die sich erst im Verlaufe der Metamorphose voll entwickeln (sog. imaginale Anteile, wie z. B. die Flügelstummel, Ansätze der Genitalenhänge u. ä.). Die eingehende Wirkungsanalyse des Juvenilhormons auf die Formenentwicklung bei dieser Art veranlaßte den Verfasser, die Existenz eines besonderen, in der Hämolymphe unlöslichen Wachstumsfaktors von der Art des Desmo-Hormons vorauszusetzen, von dem vermutet wird, daß er für das Wachstum jener Körperteile unentbehrlich ist, in welchen er vorhanden ist und die bei seiner Abwesenheit nicht wachsen können, sofern sie keinen gleichwertigen Ersatz in Gestalt des durch die Hämolymphe sich ausbreitenden Juvenilhormons erhalten. Die Art der Verteilung des Gradient-Faktors im Insektenkörper am Ende des Larvenstadiums wird somit als unmittelbare Ursache für das ungleichmäßige Wachstum verschiedener Körperteile angesehen, dessen Ergebnisse Formenänderungen sind, die als Metamorphose bezeichnet werden. Die Bezeichnung dieses Faktors als Gradient-Faktor erfolgte im Hinblick auf seinen örtlichen und ursächlichen Zusammenhang mit den sogenannten Gradienten des imaginalen Wachstums (Novák, 1951 a, b; 1954, 1955 a, b, c). Auch wenn die stofflichen Eigenschaften dieses Faktors bisher nur Gegenstand von Vermutungen bilden und ein unmittelbarer Beweis seiner Existenz noch nicht erbracht wurde, so macht ihn der Umstand, daß bereits seine bloße Voraussetzung die Bewältigung hauptsächlichster Widersprüche in der bisherigen Auffassung vom Wesen der Insektenmetamorphose ermöglicht, zumindest zu einer fruchtbaren Arbeitshypothese. Diese würde auch dann nicht überflüssig werden, wenn gegen jede Erwartung eine zukünftige Forschung ihre wichtigste Voraussetzung nicht bestätigen würde.

Die hier erörterte Konzeption ist in manchen Hinsichten jener Auffassung nahe, die Wigglesworth (1954) in seiner hervorragenden Monographie über die Physiologie der Insektenmetamorphose vertritt. Sie stützt sich auf dasselbe, größtmögliche in der Literatur zugängliche Material von Experimentaldaten, Beschreibungen und Beobachtungen und wurde in ungezählten Diskussionen, die der Verfasser während seines Aufenthaltes in Cambridge im Jahre 1948/1949 mit Prof. Wigglesworth gepflogen hatte, ergänzt und vertieft. Diese Konzeption wurde seither durch weitere Überlegungen und Beobachtungen, die der Verfasser diesem Problem widmen konnte, ergänzend verarbeitet und auf weitere Fragen ausgedehnt. Der Umstand, daß sie in einigen Fragen — wenn auch vorwiegend auf spekulativer Grundlage — etwas weiter ausgreift, in anderen, keinesfalls bedeutungslosen, noch zur Diskussion stehenden Fragen eine unterschiedliche Ansicht vertritt, berechtigt sie nichtsdestoweniger dazu, als eine selbständige Theorie zu gelten.

In den letzten fünf Jahren, die seit der ersten Formulierung der Gradient-Faktor-Theorie (Novák, 1951 a, b) verflossen sind, wurde die Weltliteratur um ein reiches Material an neuen Erkenntnissen von den Metamorphosehormonen und der Insektenmetamorphose überhaupt bereichert. Es erschienen auch einige neue Arbeiten, die um eine Gesamtkonzeption der Metamorphose bemüht sind (Pflugfelder, 1952; B. Scharrer, 1952; Piepho, 1951; Bounhiol, 1953; Bodenstein, 1953, Wigglesworth, siehe oben; Snodgrass, 1954; Karlson, 1955; Karpiński, 1955 u. a.) Obzwar die Mehrzahl dieser Arbeiten die Gradient Faktor-Theorie nicht in Erwägung zieht, sind ihre Beobachtungen und Schlußfolgerungen bis auf wenige Ausnahmen, die eine Diskussion erfordern, mit dieser Theorie in Übereinstimmung und bringen somit zahlreiche weitere Belege für

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



ihre Richtigkeit. Es scheint daher nicht überflüssig in diesem Zeitabstand und nach Ergänzung durch neu erkannte Tatsachen hier eine Rekapitulation der Theorie zu bringen und einen Versuch zu machen, von ihrem Standpunkt aus die wichtigsten Schlußfolgerungen der angeführten Arbeiten zu beurteilen.

Der Autor ist Akademiker Prof. Dr. Otto Jírovec (Biologische Fakultät der Universität, Praha) und Dr. Jaroslav Weiser (Biologisches Institut der Tschechoslovakischen Akademie der Wissenschaften, Praha) für das Lesen des Manuskriptes und viele wertvolle Anregungen zum herzlichsten Dank verpflichtet.

## Terminologische Bemerkungen

Wie auf allen Gebieten, die Gegenstand einer intensiven Forschung sind, ist auch in der Problematik der Insektenhormone und Metamorphose die Terminologie bisher nicht völlig einheitlich; dieselben Termini werden von verschiedenen Autoren oft in einer etwas unterschiedlichen Bedeutung angewendet und umgekehrt werden nicht selten für eine und dieselbe Erscheinung verschiedene Bezeichnungen benützt. Um einem Mißverständnis vorzubeugen, ist es also notwendig, die verwendeten Termini möglichst genau zu definieren. Wir beschränken uns an dieser Stelle auf die Bezeichnungen von allgemeinster Bedeutung; die Klarstellung aller anderen erfolgt dann bei Erörterung der betreffenden Vorgänge.

Die Bezeichnung Metamorphose selbst wird in der biologischen Literatur in dreifacher Bedeutung angewendet. Bisher wird sie von einigen Autoren in ihrem weitesten Sinn verstanden, umfassend unterschiedslos alle Formenumwandlungen, die im Verlaufe der Ontogenese eines jeden Lebewesens vom Ei bis zur Reife vor sich gehen. Auch wenn dieser Auffassung, die wahrscheinlich ihren Ursprung bei Aristoteles hat, im Hinblick auf die ursprüngliche Bedeutung des Wortes Metamorphose eine gewisse Berechtigung nicht abgesprochen werden kann, so muß dennoch in Erwägung gezogen werden, daß diese Bezeichnung bei solcher Sinngebung nur ein überflüssiges Synonym für den viel gebräuchlicheren Begriff Morphogenese oder Formenentwicklung bzw. morphogenetischer Prozeß abgibt.

Bedeutend häufiger wird die Bezeichnung Metamorphose auf einen Komplex von Veränderungen bezogen, welche das Insektenindividuum während der ganzen postembryonalen Entwicklung, also vom Ausschlüpfen bis zur imaginalen Häutung durchmacht (vgl. z. B. Obenberger, 1952, und viele andere). Grundlagen für diese Begriffsanwendung bildet die Tatsache, daß gewisse, nicht außer acht zu lassende Formenänderungen bereits während der einzelnen Larvalhäutungen eintreten, obzwar jene Veränderungen, deren Ergebnis die Verwandlung der Insektenlarve zur Imago ist, größtenteils erst am Ende der larvalen Entwicklung vor sich gehen. Nichtsdestoweniger ist auch hier der bereits vorgebrachte Einwand berechtigt, daß nämlich die Bezeichnung „Metamorphose" auch in dieser Bedeutung nur ein Synonym für die eindeutigere Bezeichnung „postembryonale Formenentwicklung" bedeutet. Darüber hinaus geht eine geeignete Bezeichnung für jenen Abschnitt der Formenentwicklung verloren, der nach dem Abschluß der larvalen Periode des ungleichmäßigen Wachstums eintritt, also im letzten Larvenstadium der Exopterygoten und im letzten Larven- und Puppenstadium der Endopterygoten.

In diesem dritten und engsten Sinn wird die Bezeichnung Metamorphose meistens von jenen Autoren verwendet, die sich mit den Metamorphosehormonen befassen (vgl. Wigglesworth, 1939, und viele andere). Diese Auffassung wird unter anderem dadurch gerechtfertigt, daß es sich hier um einen von dem vorangegangenen Larvenstadium physiologisch sehr nachdrucksvoll unterschiedlichen Abschnitt der Formenentwicklung handelt, in dessen Verlauf das Wachstum bei Abwesenheit einer wirkungsvollen Konzentration des Juvenilhormons vor sich geht (vgl. Seite 224 und Seite 227). Es kann daher dem Einwand von Snodgrass (1954, p. 5) nicht zugestimmt werden, demzufolge „Such a definition of metamorphosis is clearly too restrictive, since it would eliminate the use of the term as commonly used in other branches of zoology and even in the insects there may be pronounced metamorphic changes between larval instars." Wie in einer frühe-



DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



ren Arbeit (Novák, 1951 b) gezeigt wurde, gibt es zwar in jedem Larvenstadium kurze Perioden mit einem ungleichmäßigen Wachstum der Grundlagen imaginaler Körperteile, die einen Teil jener Veränderungen bilden, deren Ergebnis die Verwandlung der Larve zur Imago ist; doch sind dies Perioden, die durch die einzelnen larvalen Häutungen und Stadien des gleichmäßigen Wachstums nachdrücklich voneinander abgetrennt sind. Jede dieser Perioden ist, wie wir weiter unten sehen werden, mit der Metamorphose (im engeren Sinne) als Ganzes gleichwertig, doch ist im Hinblick auf den Umfang der Veränderungen in dieser kurzen Periode des ungleichmäßigen Wachstums in jedem Larvenstadium ihre Summe fast bedeutungslos im Vergleich mit den Veränderungen im Verlauf der eigentlichen Verwandlung.

Es kann auch ferner mit Snodgrass nicht übereingestimmt werden, wenn er sagt „It will be probably useless to attempt to write a definition of metamorphosis, since no one would be generally acceptable." Daß dies nicht für die hier gegebene, man kann sagen „physiologische" Definition der Metamorphose gilt, beweist neben ihrer klaren zeitlichen und physiologischen Abgrenzung auch die Tatsache, daß sie uns eine genauere und verständlichere Beschreibung des Geschehens und der Gesetzmäßigkeiten in der postembryonalen Formenentwicklung bei den Insekten ermöglicht.

Im weiteren wird daher als Metamorphose nur der letzte Abschnitt in der postembryonalen Formenentwicklung des Insekts bezeichnet, der bei Abwesenheit einer wirkungsvollen Konzentration des Juvenilhormons abläuft und eindeutig als Periode zwischen der letzten Larvalhäutung (d. i. Abstreifen der vorletzten larvalen Exuvie) und der Imaginalhäutung (d. i. Verlassen der letzten larvalen Exuvie bzw. Puppenexuvie) abgegrenzt ist.

Für die einzelnen Perioden der larvalen Entwicklung zwischen zwei Häutungen (aufeinander-folgendes Abstreifen der Exuvien) werden wir konsequent die Bezeichnung Instar verwenden, da der bisher vielfach angewandte und gewohnte Begriff Stadium den einzelnen morphogenetischen Prozessen vorbehalten bleibt, und zwar ohne Rücksicht darauf, ob diese sekundär durch Häutung oder Diapause in mehrere Zeitabschnitte geteilt sind. Wir sprechen also von einem protopoden, polypoden und oligopoden Stadium; mit einem gewissen Vorbehalt kann von einem Larvenstadium (als Ganzes), von einem Puppenstadium, Stadium der Geschlechtsreife u. ä. gesprochen werden. Dagegen besitzt die neuerlich von einigen Autoren (vgl. z. B. Doskočil, Janda & Wenig, 1952) eingeführte Bezeichnung Phase trotz einer gewissen Anschaulichkeit den Nachteil, daß sie in der Entomologie — wenn auch nicht sehr glücklich — für die Benennung einer gewissen Art des Polymorphismus vorweggenommen wurde (Wanderphase und solitäre Phase der Wanderheuschrecken).

Sofern in der Arbeit die Bezeichnungen larvale oder imaginale Körperanteile verwendet werden, so ist bei dieser Unterscheidung nur der Unterschied in der Wachstumsfähigkeit beim Fehlen einer wirksamen Konzentration des Juvenilhormons gemeint. Als larval sind jene Anteile anzusehen, die in der Verwandlungsperiode aufhören zu wachsen und gewöhnlich zum Teil (bei den Exopterygoten) oder vollkommen (bei den Endopterygoten) durch Histolyse beseitigt werden. Als imaginal sind dann jene Anteile bezeichnet, die bei Anwesenheit des Juvenilhormons annähernd ebenso schnell wachsen wie die übrigen larvalen Anteile, bei dessen Abwesenheit aber, wenn die larvalen Anteile nicht mehr wachsen, ihr Wachstum vervielfachen. Der Wachstumsprozeß verläuft bei den imaginalen Anteilen überwiegend in der Verwandlungsperiode und hört bei der Imago praktisch auf.

Von den imaginalen Strukturen unterscheiden sich bis zu einem gewissen Grade die Geschlechtsorgane dadurch, daß bei der Mehrzahl der Insekten ihr Wachstum auch im Adultstadium in vollem Umfange fortschreitet[1]). Eine Ausnahmsstellung im Ver-

[1]) Bei den Exopterygoten überlebt allerdings ein bedeutender Teil des Larvalgewebes bis in das Adultstadium, so daß auch bei der Imago von larvalen und imaginalen Anteilen gesprochen werden kann (vgl. Wigglesworth, 1954).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



hältnis zu beiden Kategorien nehmen die Corpora allata ein, die sich von den larvalen Anteilen dadurch unterscheiden, daß sie ihre volle Aktivität und vielfach auch ihr Wachstum im adulten Stadium beibehalten, und zwar auch dort, wo die larvalen Gewebe bereits im Verlauf der Metamorphose absterben (Holometabola). Im Gegensatz zu den imaginalen Anteilen sind die Corpora allata bereits am Ende der Embryonalperiode voll entwickelt; während Aktivität und Wachstum der imaginalen Anteile in der Verwandlungsperiode zunehmen, sind sie bei den Corpora allata herabgesetzt.

Alle diese Unterschiede können, wie im weiteren gezeigt werden wird, damit erklärt werden, daß der im Imaginalgewebe enthaltene Gradient-Faktor bei den larvalen Anteilen fehlt. Nach der hier erörterten Theorie besteht darin der einzige und allgemein gültige Unterschied zwischen beiden Gewebearten. Die hier verwendeten Bezeichnungen „larval" und „imaginal" unterscheiden sich somit in ihrer Bedeutung von der Konzeption „zweier in einem Körper sich entwickelnden Organismen", wie sie bei älteren Autoren beliebt ist, außerdem aber auch von der Begriffsbestimmung zeitgenössischer Autoren, die alle Körperteile der Larve als larvale, alle Körperanteile der Imago als imaginale bezeichnen (vgl. WIGGLESWORTH, 1954).

Sofern in dieser Arbeit die Termini Ametabola, Heterometabola und Holometabola verwendet werden, so geschieht dies immer in ihrer systematischen Bedeutung (zum Unterschied von SNODGRASS, 1954 und in Übereinstimmung mit IMMS, 1946 und OBENBERGER, 1952); daher Ametabola = Apterygota, Heterometabola (= Hemimetabola) = Exopterygota, Holometabola = Endopterygota.

Die Bezeichnung Larve wird in Übereinstimmung mit WIGGLESWORTH (1939) und im Gegensatz zu JESCHIKOV (1936) und SNODGRASS (1954) in ihrer allgemeineren, übergeordneten Bedeutung verwendet, die sowohl die Nymphe der Heterometabolen als auch die Larve der Holometabolen umfaßt. Daß die Nymphe nur ein entwicklungsmäßig niederer Sonderfall der Larve ist, beweisen einerseits physiologische Übereinstimmungen (Wirkungsergebnis des Juvenilhormons) und die im weiteren erwähnte qualitative Übereinstimmung in der Verwandlung von Heterometabolen und Holometabolen, andererseits auch Gründe der vergleichenden Morphologie: abgesehen von der inneren Anlage der Imaginalscheiben und der Anwesenheit des Puppenstadiums, sind die Unterschiede zwischen den einzelnen Larven der Holometabolen größer als die Unterschiede zwischen dem entwicklungsmäßig höchsten Typ der Nymphe und dem entwicklungsmäßig niedrigsten Typ der Larve (vgl. z. B. die Unterschiede zwischen der *Sialis*-Larve und der Larve einiger parasitischer Hymenopteren — cyclopoide Larve —, oder der apoden Larve der höheren Dipteren auf der einen und der *Sialis*-Larve und den Nymphen von Ephemeropteren oder Homopteren auf der anderen Seite).

## Morphologische Erkenntnisse

Morphologische, später durch histologische Befunde ergänzte Kenntnisse bildeten lange Zeit hindurch den weitaus größten Teil des Wissens um die Insektenverwandlung. Die Erfahrungen auf diesem Gebiete wurden von BERLESE (1913) in einer umfassenden Darstellung zu einer Verwandlungstheorie geformt, die nach ihrer Ergänzung und weiteren Bearbeitung durch JESCHIKOV (1929, 1936) und andere heute als Berlese-Jeschikov-Theorie bekannt ist. Diese Theorie kann in ihren wichtigsten Punkten kurz folgendermaßen zusammengefaßt werden:

Die Insekten mit vollkommener Verwandlung durchlaufen in der zweiten Hälfte ihrer Embryonalentwicklung drei morphologische Hauptstadien. Im Protopodenstadium kommen Extremitäten nur an den Kopf- und Thorakalsegmenten vor; das Abdomen ist oft noch unvollkommen segmentiert. Im Polypodenstadium sind bereits die Extremitäten an den Abdominalsegmenten und das Abdomen selbst voll entwickelt. Im Oligopodenstadium sind die Extremitäten der Abdominalsegmente reduziert, der Körper ist bereits geformt und entspricht bis zu einem gewissen Grade dem erwachsenen Insekt.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



Da die verschiedenen Insektengruppen mit vollkommener Verwandlung verschiedentlich auf einer dieser drei Stufen aus dem Ei schlüpfen, entspricht die Larvenform immer einem dieser drei Stadien oder dem Übergang zwischen zwei Stadien mit den entsprechenden sekundären Anpassungen. So z. B. bilden den oligopoden Typ die Larven der Netzflügler (*Neuroptera*), die Larven vieler Käfer, vor allem der *Adephaga*, *Staphylinoidea* (sog. campodeiforme Larven), *Meloidae* und die Larven der *Strepsiptera* (sog. *Triungulini*). Einen besonderen Fall der oligopoden Larven bilden die fußlosen Larven, die bei vielen Hautflüglern bekannt sind. Beim höchstentwickelten Typ dieser Kategorie, den Larven der höheren Diptera, sind auch die Kopfextremitäten reduziert. Die weitere Entwicklung des Polypodenstadiums besteht hier in einer Reduktion der Abdominalextremitäten und führt zu einer Reduktion auch bei den Thorakalsegmenten.

Ein Beispiel für die auf dem Polypodenstadium schlüpfenden Larven sind die sogenannten eruciformen Larven, zu welchen die Larven der *Mecoptera*, die Raupen der *Lepidoptera*, die Larven der *Tenthredinidae* und einiger parasitischer Hautflügler gehören. Bei den Figitinen folgt dieses Stadium auf das Stadium einer protopoden Larve (vgl. Imms, 1946). Phylogenetisch ist dieser Larventyp ein offenbar jüngerer Typ, wie bei den Larven der *Trichoptera* ersichtlich ist, in deren Nähe die Vorfahren der Schmetterlinge zu suchen sind. Diese Larven ähneln mit ihrer Körperform in mancher Hinsicht sehr den Schmetterlingsraupen, doch fehlen ihnen die Abdominalextremitäten, so daß sie zum oligopoden Typus gereiht werden müssen.

Der entwicklungsmäßig jüngste Typ der Insektenlarve ist die protopode Larve, die nur bei einigen parasitischen *Hymenoptera* vorkommt. Dagegen schlüpfen die Larven der Heterometabolen, die sog. Nymphen, auf einem Stadium, das der fortgeschrittenen oligopoden (bei Švanvič, 1949 postoligopoden) Stufe entspricht. Mit dem Larventypus hängen auch Umfang und Typus der Verwandlung zusammen. Je primitiver und der Imago unähnlicher die Larve ist, je niedriger das der Larve entsprechende embryogenetische Stadium, desto weitreichender ist die Veränderung im Metamorphoseverlauf.

Wie Berlese und Jeschikov an einigen Beispielen gezeigt haben, besitzen alle anderen Unterschiede in der Larvenbildung bei den verschiedensten Insektenarten einen ausgesprochenen sekundären, adaptiven Charakter. Auf diese Weise können somit alle Hauptunterschiede in der Form von Insektenlarven erklärt werden.

Jeschikov (1940) stellte auch einen wichtigen Zusammenhang zwischen dem Larventyp, dem Ausmaß der Verwandlung und der Struktur sowie Größe des Eies fest. Während die Heterometabolen, die auf einem sehr fortgeschrittenen, postoligopoden Stadium der Morphogenese schlüpfen, durchwegs verhältnismäßig große Eier mit einer großen Menge von grobkörnigem Dotter haben, sind die Eier der Holometabolen relativ klein, enthalten eine geringe Dottermenge und einen großen Keim.

Im Gegensatz zum Verfasser, der die Ergebnisse der Untersuchungen über die Metamorphosehormone als glänzende Bestätigung der wichtigsten Voraussetzung der Berlese-Jeschikov-Theorie bezeichnet (Novák, 1955), nehmen einige Arbeiten der letzten Zeit, die sich mit theoretischen Fragen der Metamorphose befassen, zu dieser Theorie eine ablehnende Stellung ein (Snodgrass, 1954, Wigglesworth, 1954 u. a.). Mit der Berechtigung ihrer Einwände werden wir uns später befassen.

Eine der wichtigsten Erkenntnisse der neueren Forschung ist die Feststellung, daß der Unterschied zwischen Holometabolen und Heterometabolen nur quantitativ und keinesfalls qualitativ ist. Dies ergibt sich eindeutig aus den histologischen und physiologischen Befunden (Wigglesworth, 1939 usw.). Eine Analyse der morphologischen Gesetzmäßigkeiten in der Entwicklung der einzelnen Stadien bei *Oncepeltus fasciatus* (Novák, 1951 b) hat gezeigt, daß diese Schlußfolgerung in vollem Umfange auch auf die Formenentwicklung angewendet werden kann. Bei den Holometabolen kann im Verlauf des Larvenstadiums von zwei gleichzeitig sich entwickelnden Körperanteilen gesprochen werden, die räumlich und entwicklungsmäßig deutlich voneinander zu unterscheiden sind: die sog. Imaginalscheiben und der übrige Larvenkörper. Die larvalen Anteile sind dadurch charakterisiert, daß sich nur ihr Volumen vergrößert, während ihre

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



Form unverändert bleibt. Das bedeutet, daß ihr Wachstum gleichmäßig (harmonisch oder isometrisch) verläuft. In der Verwandlungsperiode kommt das Wachstum der Larvalgewebe zum Stillstand und diese werden entweder teilweise oder ganz zum Objekt der Histolyse. Demgegenüber ist das Wachstum der Imaginalscheiben im Verhältnis zum übrigen Insektenkörper ungleichmäßig (disproportional oder allometrisch). Auf eine relative Vergrößerung der Imaginalscheiben folgt später, wenn das Wachstum im Zusammenhang mit dem Absterben des übrigen Körpers beschleunigt und mit der stofflichen Differenzierung ergänzt wird, ihre Verwandlung zu Imago.

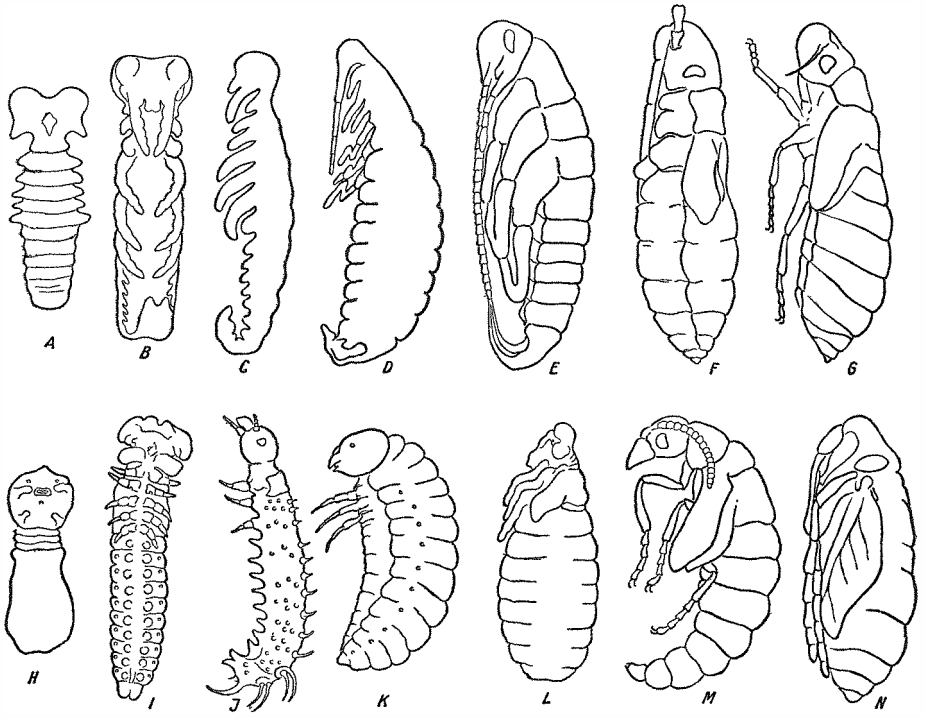


Fig. 1. Formenentwicklung bei Heterometabolen (obere Reihe) und Holometabolen (untere Reihe). Wenn von sekundären und Art- oder Gruppenspezifischen Eigenschaften, wie Dauer der einzelnen Stadien, Häutungszahl, sekundäre Anpassungen, Zeit des Schlüpfens, Beweglichkeit usw. abgesehen wird, so sind keine allgemein gültigen morphologischen Unterschiede zwischen den wichtigsten Stadien der Formenentwicklung der beiden Gruppen zu bemerken. (Nach verschiedenen Autoren, die relative Größe unbeachtet).

A, H — protopodes Stadium, B, C; I, J — polypodes Stadium, D, K — oligopodes Stadium, E, F, G; L, M, N, — postoligopodes Stadium.

A, B — *Xiphidium* sp., Embryonen; C, D — *Blattella germanica L.*, Embryonen; E *Periplaneta americana L.*, vor dem Schlüpfen; F — *Oncopeltus fasciatus Dal.*, Nymphe, vorletztes Instar; G — *Aphrophora salicis Deg.*, Nymphe, letztes Instar; H-*Platygaster herrickii Packard*, erste Larve; I — *Bombyx mori L.*, Embryo; J — *Panorpa klugi*, Larve I. Instar; K — *Mylabris variabilis Pall.*, II. Larve; L — *Musca* sp., Praepuppe; M — *Sialis* sp., Puppe; N — *Calliphora* sp., Puppe

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



Eine eingehende Wachstumsanalyse der einzelnen Körperanteile bei der angeführten Wanzenart hat gezeigt, daß eine solche Unterscheidung einerseits in gleichmäßig (harmonisch) wachsende Anteile mit einem in der Verwandlungsperiode aufhörenden Wachstum und andererseits in ungleichmäßig wachsende Anteile mit einem besonders im Verlauf der Metamorphose wesentlich sich ändernden Wachstum (z. B. Flügelstummel oder Anfänge der Genitalanhänge) auch bei den Heterometabolen gefunden werden kann (Novák, 1951 b). Im Vergleich zu den Holometabolen ist der Unterschied in dieser Hinsicht nur quantitativ und beruht darin, daß die larvalen Anteile zwar während der Metamorphose ihr Wachstum unterbrechen, großtenteils aber bis zum Adultwerden überdauern und so an der Bildung der Imago teilnehmen, wodurch der Anteil imaginaler Strukturen wesentlich geringer wird. Daraus ergibt sich der wichtige Schluß, daß das Prinzip der Metamorphose bei allen Insekten mit Verwandlung sich gleich bleibt und daß die Metamorphose der Heterometabolen lediglich eine entwicklungsmäßig niedere Stufe der Verwandlung der Holometabolen darstellt.

Von der Tatsache einer nahen Beziehung zwischen beiden Gruppen gehen Zikán (1944) und Karpiński (1955) aus, die beide, wahrscheinlich ganz unabhängig voneinander, auf eine Identität des Puppenstadiums der Holometabolen mit dem letzten Embryonalstadium der Heterometabolen schließen und übereinstimmend weiter folgern, daß auch bei den Heterometabolen eine vollkommene Verwandlung besteht, die aber hier bereits im Embryonalstadium vor sich geht. Beide bezeichnen auch das vorlarvale Stadium der Heterometabolen als Puppe. Auch wenn die Arbeiten dieser Autoren einige wertvolle Beobachtungen bringen und die Tatsache der von Berlese und Jeschikov betonten Formenidentität des postoligopodialen Stadiums der Heterometabolen mit der Puppe der Holometabolen außer jedem Zweifel steht, so sind dennoch ihre Schlußfolgerungen nicht als sehr glücklich zu bezeichnen. Ist nämlich ein für allemal auf Grund palaontologischer und vergleichend morphologischer Daten nachgewiesen, daß die Heterometabolen eine entwicklungsmäßig ältere Gruppe sind und die Holometabolen eine von dieser abgeleitete Gruppe bilden (nach den neuesten Ansichten ist ihre Herkunft polyphyletisch, vgl. Martynov, 1938; Jeannel, 1949), so ist gerade im Gegenteil die Puppe als postembryonale, sekundär unbewegliche Form des postoligopoden Stadiums der Heterometabolen anzusehen, und zwar ohne Rücksicht darauf, ob freilebend, wie z. B. bei der Nymphe oder in einer Hülle eingeschlossen.

Eine Analyse des Begriffsinhaltes der Bezeichnung Puppe zeigt, daß diese nicht mit irgendeiner morphogenetischen Eigenschaft dieses Stadiums, sondern in erster Linie mit der Unbeweglichkeit bzw. Einschließung im Kokon zusammenhängt, also mit adaptiven Eigenschaften sekundärer Art. Wenn beide Autoren übereinstimmend, aber in Gegensatz zu Berlese und Jeschikov Argumente für eine Identität der Puppe mit dem embryonalen Stadium der Heterometabolen in der embryonalen Cuticula anstatt mit dem postembryonalen Stadium anführen, so sind diese aus folgenden Gründen nicht überzeugend: 1. Übereinstimmungen und Unterschiede im Entwicklungsgrad einzelner Körperanteile sind durchaus nicht als beweiskräftig anzusehen, da solche Unterschiede bei den Puppen verschiedener holometaboler Gruppen oder bei den Nymphen verschiedener heterometaboler Gruppen keinen geringeren Umfang besitzen (vgl. z. B. die bewegliche Nymphe der Gattung *Raphidia* mit der unbeweglichen Schmetterlings- oder Fliegennymphe) und dabei von sekundären Veränderungen adaptiven Charakters beeinflußt sind. 2. Das Vorkommen oder Fehlen einer oder mehrerer besonderer Häutungen ist, wie Erfahrungen mit den Metamorphosehormonen zeigen, eine Eigenschaft völlig sekundärer Art, die von unscheinbaren Schwankungen in der Produktion des Aktivations- oder Häutungshormons abhängig ist. Da diese heute durch einfache experimentelle Eingriffe nach Belieben reguliert werden kann, gehören diese Eigenschaften somit zu jenen Eigenschaften, die von äußeren Bedingungen zuerst beeinflußt werden, so daß ihnen also keine größere phylogenetische Bedeutung zugesprochen werden kann. 3. Zum Unterschied vom Embryo der Heterometabolen stimmt die Nymphe mit der Puppe

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



in einer so wichtigen Eigenschaft uberein, wie es die Existenz außerer, ziemlich entwickelter Anfange der Flugel und Genitalscheiben ist. Daneben ist die Nymphe sowie die Puppe dasjenige postembryonale Stadium, das der Imago unmittelbar vorangeht.

Ebensowenig kann der Schlußfolgerung beigepflichtet werden, daß bei den Heterometabolen die vollkommene Metamorphose im Embryonalstadium verwirklicht wird, denn das wurde wiederum eine vollige Verkehrung der grundlegenden Voraussetzung der Theorie von BERLESE und JESCHIKOV bedeuten, die vollauf klargelegt und bestatigt wird durch die Erkenntnisse von den Metamorphosehormonen, daß namlich die Metamorphose nur eine Verschiebung der letzten embryogenetischen Stadien in die postembryonale Periode vorstellt. Ansonsten konnte mit gleichem Recht von einer Holometabolie auch bei den Tausendfußlern und allen anderen Gruppen der Arthropoden, letzten Endes bei allen Lebewesen uberhaupt gesprochen werden. Nichtsdestoweniger besteht die Bedeutung der Arbeiten von ZIKÁN und KARPIŇSKI darin, daß sie einen weiteren Beweis fur den engen Zusammenhang zwischen der Gestaltung der Puppen der Holometabolen und jener des postoligopoden Stadiums der Heterometabolen liefert, der fur die Erklarung der Entstehung des Puppenstadiums und der Evolution der Unterklasse der Holometabolen uberhaupt von großer Wichtigkeit ist.

## Histologische Erkenntnisse

In der Literatur wird gewohnlich zwischen außerer und innerer Verwandlung unterschieden, eine Notwendigkeit, die sich aus der Forschungsmethodik ergibt, denn das Stadium der Morphogenese innerer Organe erfordert zum Unterschied von Verwandlungsstudien an der Oberflache histologische Untersuchungsmethoden. Aber auch wenn die außere und innere Metamorphose nur Bestandteile ein und desselben Entwicklungsgeschehens sind, so besitzt dennoch diese Einteilung eine mehr als nur praktische Berechtigung. Bei den Holometabolen kann namlich beobachtet werden, daß die Veranderungen an der Oberflache des Korpers im ersten Teil der Verwandlung, also im letzten Larvalinstar konzentriert sind, wahrend die nicht minder weitreichenden inneren Veranderungen großtenteils erst in der zweiten Periode, in der Puppe vor sich gehen. Vom Entwicklungsstandpunkt aus gesehen, handelt es sich dabei allerdings um eine sekundare Anpassung von eindeutig adaptiver Art, denn sie ermoglicht der Larve die Nahrungsaufnahme bis in die letzte Zeit ihrer Beweglichkeit. Andererseits bilden Chitinpanzer und Unbeweglichkeit der Puppe die besten Voraussetzungen fur einen gedeihlichen Verlauf der inneren Metamorphose.

Wenn behauptet wird, daß die Kenntnis der Insektenverwandlung vom vergleichenden Standpunkt aus unvollkommen ist, so gilt dies in viel großerem Maße von der inneren Verwandlung. Abgesehen von den klassischen Arbeiten an Hautfluglern (PEREZ, 1902; KARAWAJEW, 1899; NELSON, 1915), an Zweifluglern (PEREZ, 1910, 1911) und an Schmetterlingen, ist die Zahl von systematischen Arbeiten uber die Verwandlung innerer Organe, besonders bei den Heterometabolen, ziemlich gering. Nichtsdestoweniger sind in letzter Zeit hinreichend Beweise fur die Tatsache erbracht worden, von der bereits im letzten Kapitel die Rede war, daß namlich die typische Verwandlung (Holometabolie) der Endopterygoten nichts anderes ist als ein extremer Sonderfall der Verwandlung, wie sie bei den Exopterygoten bekannt ist. Diese Erkenntnis ist neben der bereits erwahnten Unspezifitat des Juvenilhormons eine der hauptsachlichsten Voraussetzungen fur die Berechtigung einer einheitlichen Theorie der Insektenmetamorphose.

Auch wenn also die Histogenese der inneren Organe von der Histogenese der Korperoberflache mehr oder weniger zeitlich voneinander getrennt ist, so handelt es sich im wesentlichen dennoch um einen einheitlichen Prozeß, dessen Wesen in einem Aufhoren des Wachstums larvaler Anteile bei gleichzeitiger Beschleunigung des Wachstums imaginaler Anteile besteht. Bei den am meisten entwickelten Verwandlungstypen sind diese imaginalen Anteile histologisch von den larvalen Anteilen deutlich unterscheidbar, denn sie sind in Gestalt von Anhaufungen wenig differenzierter Zellen, der bereits erwahnten

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



Imaginalscheiben, durchwegs unter der Haut gelagert. Doch besteht zwischen den bei hoheren *Diptera* bekannten typischen Imaginalscheiben und den imaginalen Anteilen bei Heterometabolen außer ihrer Lagerung unter der Haut und sekundaren Anpassungen, die sich aus ihrer Lage und Entstehungsart ergeben (z. B. fehlende Bedeckung mit der Cuticula, weniger differenzierter embryonaler Charakter), kein wesentlicher Unterschied. Alle anderen Unterschiede bei den imaginalen Anteilen der Holometabolen und Heterometabolen sind lediglich quantitative und keinesfalls qualitative Unterschiede. Wir konnen daher eine ununterbrochene Reihe von Übergangen finden, von der entwickeltesten Imaginalscheibe, die ein selbstandiges, genau abgegrenztes Organ vorstellt (z. B. die Flugel- und Tasterimaginalscheibe bei hoheren Fliegen) bis zu den imaginalen Anteilen (z. B. den Gradienten des imaginalen Wachstums bei niederen Heterometabolen, vgl. Fig. 3), die in den benachbarten larvalen Anteil verlaufend ubergehen, von dem sie dann morphologisch nicht zu unterscheiden sind (z. B. die Imaginalscheiben der Epidermis bei den Holometabolen mit den Flugelstummeln der Heterometabolen im Entwicklungsverlauf; Fig. 8).

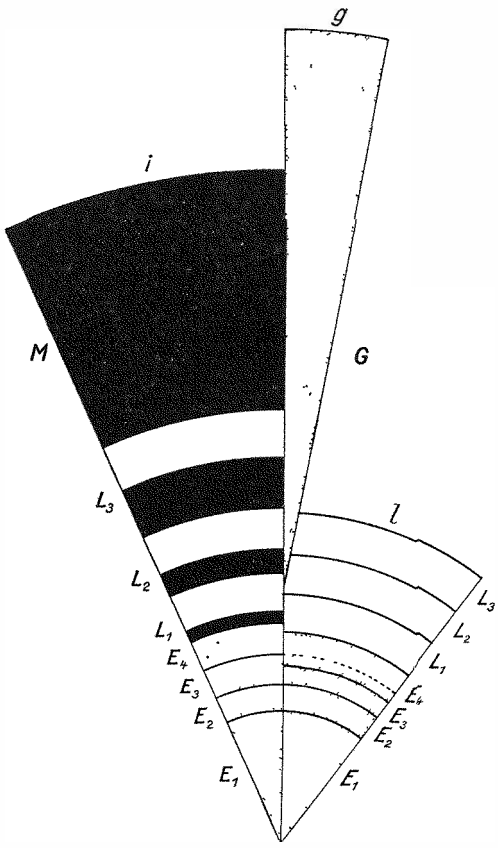


Fig. 2. Beziehungen zwischen dem Wachstum larvaler und imaginaler Korperanteile im Verlauf der Ontogenese (Schema).
$E_1$ — $E_4$ — Zuwachs wahrend der vier Perioden der Embryonalentwicklung; $L_1$—$L_3$ — wahrend der drei Larvalinstare, M—wahrend der Metamorphose, G — Zuwachs der Gonaden, l — Larvale Körperanteile, i — imaginale Korperanteile, g — Geschlechtszellen
Der ungleichmaßige Zuwachs der Gonogenesis und der embryonalen Periode ist punktiert, der gleichmaßige Zuwachs der larvalen Periode (in Anwesenheit des Juvenilhormons) ist weiß, der ungleichmaßige Zuwachs der postembryonalen Periode (verursacht durch den Gradient-Faktor) ist schwarz dargestellt

Bei keinem anderen Problem wurden so viele unrichtige Schlusse auf Grund unrichtiger oder unvollkommener Beobachtungen und Voraussetzungen gezogen, wie gerade in der Frage der Embryonalscheiben, ihrer Entwicklung und Beziehung zu anderen Organen. Der Umfang dieser Arbeit laßt eine Aufklarung und Widerlegung einzelner Irrtumer nicht zu, doch seien diese an einem besonders markanten Fall gezeigt. Wie Wigglesworth (1954, p. 7) angibt, wurden nicht weniger als sieben verschiedene Theorien aufgestellt, die sich um eine Erklarung bemuhen, „welcher Faktor auf die Entwicklung der Imaginalscheiben in der Metamorphose hemmend einwirkt". Und dennoch zeigt bereits eine nur fluchtige histologische Untersuchung ihrer Entwicklung im Metamorphoseverlauf, daß sich das Wachstum dieser Strukturen, ebenso wie bei jedem belie-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



bigen anderen imaginalen Anteil im Körper (bei den Heterometabolen), im Vergleich zu den larvalen Anteilen nicht nur nicht verspätet, sondern im Gegenteil von Beginn an deutlich beschleunigt wird.

Es besteht also nicht der geringste Grund zu der Annahme, daß irgendein das Wachstum hemmender Faktor besteht, sondern es muß im Gegenteil ein Faktor gesucht werden, der das Wachstum imaginaler Anteile fördern und beschleunigen würde. In der Tatsache, daß ein wesentlicher Teil der Formenentwicklung von der Embryogenese in die Verwandlungsperiode verschoben ist, kann durchaus keine Wachstumshemmung erblickt werden; sie ist auf einer ganz anderen Grundlage vollkommen erklärbar (vgl. Novák, 1951 a, b). Im Gegenteil, das Wachstum des ganzen Körpers wird dadurch nur noch beschleunigt (vgl. Novák, 1956). Dies wird vollauf bewiesen durch die Wirkung des Juvenilhormons und durch das von ihm bewirkte Wachstum der larvalen Anteile.

Im Hinblick auf die Histolyse larvaler Anteile müssen drei Tatsachen in Erwägung gezogen werden: 1. Die Histolyse in der Verwandlungsperiode unterscheidet sich von jener im Verlauf der vorangegangenen Entwicklungsperiode nur durch ihren Umfang. 2. Die Histolyse — sie mag durch Phagocytose oder Autolyse bewirkt sein — ist nicht die Ursache des Absterbens larvaler Anteile sondern umgekehrt ihre Folge. 3. Es ist also nicht am Platze, in den enzymatischen, die Histolyse verwirklichenden Faktoren die Ursache der Metamorphose zu suchen, sondern nur ihre entwicklungsmäßig sekundäre Begleiterscheinung.

Die Teilung des Körpers in larvale Anteile, deren Wachstum nur bis zum Metamorphosebeginn dauert, und in imaginale Anteile, die gerade in der Metamorphoseperiode ihr maximales Wachstum erleben, ist eine Einteilung auf morphologischer Plattform und betrifft makroskopische Strukturen, die Gradienten des imaginalen Wachstums. Neben dieser Differenzierung, die als morphologische bzw. histologische Differenzierung bezeichnet werden könnte, kommt es aber im Verwandlungsverlauf auch zu Veränderungen in der Bildung und Sekretionstätigkeit aller jener Zellen (bei den Epidermiszellen erscheinen auch strukturelle Unterschiede in der Cuticula), welche die Metamorphose überleben und an der Imagobildung teilnehmen, es mögen dies imaginale Zellen oder diejenigen unter den larvalen Zellen der Heterometabolen sein, welche zwar im letzten Larvalinstar aufhören zu wachsen, aber dennoch die Verwandlung überdauern.

In diesem Falle kann man von einer histologischen bzw. Zellendifferenzierung sprechen. So machen z. B. die typisch imaginalen Epidermiszellen der Flügelstummel bei Wanzen im Verlaufe des letzten Larvalinstars (Nymphe des V. Stadiums) Veränderungen durch, die in vieler Hinsicht mit Veränderungen bei ausgesprochen larvalen Zellen übereinstimmen. Da einige Veränderungen von Epidermiszellen, wie Versuche von Wigglesworth (1940), Piepho (1951), Bodenstein (1953) u. a. zeigen, umkehrbar sind, scheint es, daß bei jeder Zelle auf Grund von Experimentalerfahrungen zwischen zwei Typen solcher Veränderungen unterschieden werden kann.

Zum ersten Typ gehören Veränderungen, welche ein Bestandteil der nicht umkehrbaren ontogenetischen Differenzierung sind, zum zweiten dann diejenigen, welche das Resultat von Wachstumsbedingungen im vorhergegangenen Instar bilden und umkehrbar sind. Es ist allerdings nicht weniger wahrscheinlich, daß es sich dabei nur um quantitative Unterschiede in der Beständigkeit einzelner Eigenschaften der betreffenden Art handelt und daß wir früher oder später zu der Erkenntnis gelangen, daß alle im Verlauf der Ontogenese sich entwickelnden Eigenschaften umkehrbar sind, wenn mit geeigneten Einflüssen während einer hinreichend langen Zeit auf sie eingewirkt wird.

Der weitere Fortschritt in dieser Frage erfordert die Möglichkeit eines Vergleichs verschiedener Einflüsse unter genau gleichen Bedingungen, die erst nach Lösung des Problems der Extraktdarstellung aus den Metamorphosehormonen sichergestellt werden können. Einen bedeutenden Schritt vorwärts verzeichnen die Arbeiten von Butenandt & Karlson (1954, 1955). Von gleicher Bedeutung wäre die Erzielung von geeigneten

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



Kultivierungsmethoden für Insektengewebe in vitro, da die bisherigen nicht als befriedigend anzusehen sind (vgl. Goodchild, 1954).

## Physiologische Erkenntnisse

Seit den systematischen Versuchen mit der Metamorphose bei *Diptera* von Dewitz (1905, 1918 u. a.), der die Bedeutung des Sauerstoffs und der Oxydationsfermente für die Verwandlung beleuchtet hatte, wurde dem Problem der Fermente im Metamorphoseverlauf vielfache Aufmerksamkeit gewidmet. In letzter Zeit wurden die Kenntnisse auf diesem Gebiet hauptsächlich vertieft durch die systematischen Forschungen von Williams und seinen Mitarbeitern beim Studium der Diapause und Morphogenese an Puppen von *Platysamia cecropia* (1947, 1952, 1955 u. a.), von E. Thomsen (1949 u. a.), I. Agrell (1951, 1952) und anderer Autoren. Ihre Ergebnisse sind für die Erweiterung und Vertiefung unserer Kenntnisse von der Verwandlung und Diapause zweifellos von großer Bedeutung, nichtsdestoweniger wäre es unangebracht, von ihnen die Beantwortung der Frage nach den eigentlichen Ursachen der Metamorphose zu erwarten.

Es wurde bereits erwähnt, daß in jedem Larvalinstar sowohl ein gleichmäßiges( isometrisches) Wachstum der larvalen Anteile als auch ein ungleichmäßiges (allometrisches) Wachstum der imaginalen Anteile eintritt. Ein für die Ergründung des Wesens der Verwandlung wichtiger Umstand ist das gegenseitige Verhältnis beider Anteile des Larvenkörpers im Verlauf und in der Länge der Wachstumsperioden. Es ist die Frage zu beantworten, ob diese gleichzeitig eintreten und der Unterschied nur durch ein schnelleres Wachsen der imaginalen Anteile bewirkt wird, oder ob sich die Wachstumsperioden der larvalen und imaginalen Anteile grundsätzlich voneinander unterscheiden. Kühn & Piepho (1938) gehörten zu den ersten, die diese Frage beim morphogenetischen Studium der Haut bei Raupen von *Ephestia kühniella* aufgeworfen haben.

Eine genauere Analyse widmete dieser Frage Wigglesworth, wenn auch zu einem anderen Zweck, bei seinem Studium der histologischen Veränderungen und der Verteilung der Mitosen in der Epidermis von Abdominaltergiten bei *Rhodnis prolixus* (1940 a). Aus der Beschreibung und den Abbildungen in seiner Arbeit ist folgendes ersichtlich: 1. In denjenigen Teilen des Abdomens, welche in der Verwandlungsperiode wachsen und daher als imaginale Anteile anzusehen sind (einschließlich des Hinterendes mit den Stummeln der Genitalanhänge), erscheinen die Mitosen am frühesten; das Wachstum beginnt also hier früher als an der übrigen Oberfläche des Abdomens. 2. Im vorletzten Nympheninstar verbreiten sich die Mitosen über die ganze Körperoberfläche. 3. Im letzten Instar bleiben sie während der ganzen Wachstumsperiode auf die imaginalen Körperanteile beschränkt.

Dieser Vorgang wurde später am Pronotum von *Oncopeltus fasciatus* erforscht (Novák, 1951 b), wobei eine Bestätigung der aus den Versuchen von Wigglesworth abgeleiteten Schlußfolgerungen gefunden wurde: die Mitosen beginnen am Hinterrand des Rückenschildes, das ein imaginaler Körperteil ist (Wachstum während der Verwandlung, vgl. Fig. 3), verbreiten sich in Richtung nach vorwärts, worauf sie sich im vorletzten Nympheninstar über das ganze Pronotum ausdehnen. Im letzten Stadium bleiben sie auf das rückwärtige Drittel beschränkt und nur dicht am Vorderrand erscheinen sie in einem schmalen Streifen, der in eine nach rückwärts gerichtete Spitze ausläuft (Fig. 5). Einige weitere Hinweise in der Literatur (vgl. z. B. Bodenstein, 1953 — bei den *Drosophila*-Larven wachsen die Imaginalscheiben in einem der Häutung nahen Zeitraum, in dem die larvalen Anteile nicht wachsen usw.) sprechen für den natürlichen Schluß, daß es sich hier um eine bei den Insekten mit Verwandlung allgemein gültige Gesetzmäßigkeit handelt, die auf folgende Weise formuliert werden kann: Jedes Larvalstadium kann in zwei Wachstumsperioden eingeteilt werden, und zwar in die Anfangsperiode mit einem auf die imaginalen Anteile beschränkten und daher im Hinblick auf den ganzen Körper ungleichmäßigen Wachstum (allometrischer Zuwachs) und in die darauffolgende Periode eines gleichmäßigen Wachstums (harmonischer Zuwachs), in dem sowohl die larvalen als auch die imaginalen Anteile wachsen. Im letzten Larvalinstar, bzw. im letzten Instar

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



und in der Puppe wachsen nur die imaginalen Strukturen. Da sich alle Wachstumsprozesse unter der chitinosen Cuticula abspielen, die bis auf wenige Ausnahmen undurchsichtig ist, sind die Ergebnisse aller dieser Veränderungen äußerlich immer erst nach der darauffolgenden Häutung bemerkbar.

Eine der auffälligsten Erscheinungen bei der erwähnten Wanze *Oncopeltus fasciatus* ist die Übereinstimmung der schwarzen Pigmentierung auf der Cuticula mit der Anordnung imaginaler Anteile. Das schwarze Pigment erscheint bei dieser Art nicht nur an denselben Stellen wie die imaginalen Strukturen, sondern dehnt sich gleichzeitig mit diesen aus, so daß der Anschein erweckt wird, als wären diese Strukturen durch dieses Pigment gekennzeichnet (vgl. Novák, 1951 b, 1954). Diese Übereinstimmung, die sich während des ganzen Entwicklungsablaufes bemerkbar macht, ist zwar spezifisch für diese Art, sie ermöglicht aber, Veränderungen der einzelnen Körperteile im Verlauf der Metamorphose sowie die Ergebnisse experimenteller Eingriffe genau zu verfolgen. Sie ist somit für die Erkenntnis von Gesetzmäßigkeiten allgemeinerer Bedeutung von Wichtigkeit.

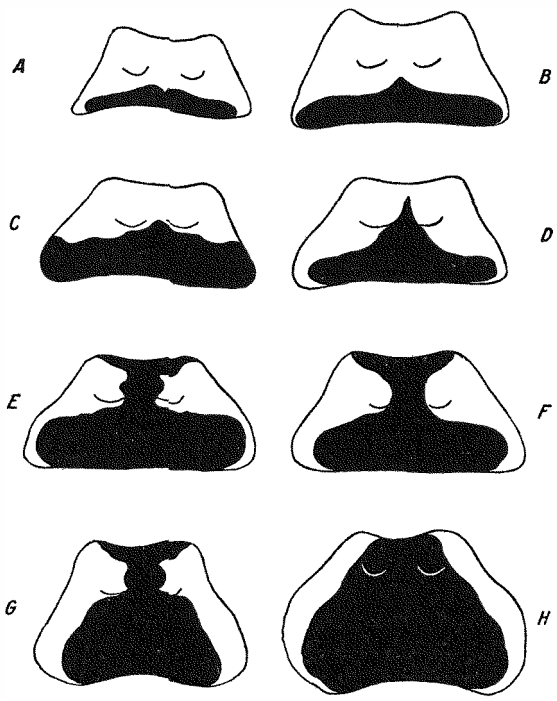


Fig. 3. Entwicklung der schwarzen Zeichnung am Pronotum bei *Oncopeltus fasciatus Dal.* (Novák, 1951 b). A — normale Nymphe, V. Instar. B — abnorm, überzählige Nymphe des VI. Instars (nach rechtzeitiger Implantation der C. allata); C—G: Übergangsformen zwischen Nymphe und Imago (nach verspäteter Implantation der C. allata); H — normale Imago

Zum weitaus größten Teil widmete jedoch die gegenwärtige Forschung, soweit sie sich mit den physiologischen Geschehnissen der Insektenverwandlung befaßt, ihr Hauptaugenmerk dem Problem der sogenannten Metamorphosehormone[1]). Wie die Ergebnisse der bisherigen Versuche zeigen, wirken bei den Insekten mit Verwandlung im Verlaufe der larvalen Entwicklung drei stoffliche Faktoren von hormonaler Art, die in besonderen innersekretorischen Organen, nämlich 1. in den neurosekretorischen Gehirnzellen der medialen Gruppe, 2. in den Thoraxdrüsen und 3. in den Corpora allata gebildet werden. Aus der Analyse ihrer Wirkung und aus einigen weiteren indirekten Be-

[1]) Mit dem Ausdruck Metamorphosehormone sind alle drei hormonalen Faktoren (AH, HH und JH) gemeint, die bei den Insekten in der Periode der postembryonalen Entwicklung ihre Wirkung ausüben, zum Unterschied von Weber (1954) und anderen Autoren, die diesen Begriff entweder als Synonym für das Häutungshormon oder für das Aktivations- und Häutungshormon gemeinsam verwenden. Wie im weiteren gezeigt werden wird, besitzt gerade das Juvenilhormon für die Entstehung der Metamorphose die hauptsächliche und entscheidende Bedeutung.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



weisen und Beobachtungen ergab sich dann des Verfassers Voraussetzung eines Gradient-Faktors, dessen Verteilungsmodus im Körper demnach die unmittelbare Ursache der Metamorphose vorstellt.

## Aktivationshormon

Als erstes der drei Metamorphosehormone wurde das Inkret der neurosekretorischen Zellen in der medialen Gegend des Protocerebrums nachgewiesen (Kopeč, 1922; Wigglesworth, 1934), das ursprünglich von Wigglesworth (1940) als Häutungshormon (moulting hormone), später als Gehirnanteil des Häutungshormons bezeichnet wurde. B. Scharrer (1948) hat dieses Inkret, nicht gerade glücklich, in Wachstums- und Differenzierungshormon (growth and differentiation hormones GD) umbenannt. Später nannte dieselbe Autorin das Inkret auch thorakotropes Hormon (Thorakotropin, 1953) und Weber (1954) Metamorphosehormon (gemeinsam mit dem Häutungshormon). Am geeignetsten scheint die neueste Bezeichnung Wigglesworths (1952) „Aktivationsfaktor" oder besser Aktivationshormon zu sein, da dieses Inkret, wie festgestellt wurde, noch andere Funktionen besitzt als die Aktivierung der Thoraxdrüsen.

Das Aktivationshormon wandert, wie histologisch (B. Scharrer & E. Scharrer, 1944) und experimentell (Durchtrennung eines der beiden Nerven der Corpora cardiaca, B. Scharrer, 1952) nachgewiesen wurde, in Gestalt neurosekretorischer Granula von seiner Bildungsstätte entlang der Achsenfasern der Nervi corporis cardiaci in die neuroglandulären Körperchen der Corpora cardiaca (= Corpora paracardiaca, Cazal, 1948), wo es aufgespeichert und dann erst in das Blut ausgeschwemmt wird. Das Aktivationshormon wurde ursprünglich als Häutungshormon angesehen, da die operative Entfernung seiner Bildungsquelle, des bereits erwähnten Gehirnteiles, die Unmöglichkeit einer weiteren Häutung zur Folge hat (Wigglesworth, 1940 b). Später hat Fukuda (1940, 1941) an *Bombyx mori* gezeigt, daß dieses Hormon an und für sich nicht imstande ist eine Häutung zu bewirken und daß seine Aufgabe in der Aktivierung der sogenannten Thoraxdrüsen besteht, welche dann das eigentliche Häutungshormon sezernieren. Erst in letzter Zeit wurden noch andere, nicht minder wichtige Funktionen dieses Hormons im Organismus festgestellt, so z. B. die Gewährleistung einer normalen Ovarientwicklung bei der Imago von *Calliphora erythrocephala* (E. Thomsen, 1952).

Da von der Wirkung des Aktivationshormons die Sekretionstätigkeit der Thoraxdrüsen abhängt, die, wie heute bereits bei allen Insektengruppen mit Verwandlung nachgewiesen wurde, für die Häutung unentbehrlich ist, und weil ferner die Häutung eine unentbehrliche Voraussetzung für Wachstum und Entwicklung (Differenzierung) und in diesem Zusammenhang auch für alle anderen physiologischen Prozesse im Insektenkörper bildet, ist das Hormon der neurosekretorischen medialen Zellengruppe des Protocerebrums mittelbar nicht nur für die Häutung, sondern auch für Wachstum und Entwicklung unentbehrlich. Auf dieser Grundlage kam es wahrscheinlich zur Einführung der unrichtigen Bezeichnung „growth and diferentation hormone" (B. Scharrer, 1948), die später Williams (1952 u. a.), nicht weniger unrichtig, für das Hormon der Thoraxdrüsen verwendete.

Daß die Bezeichnung als „Wachstums- und Differenzierungshormon" für keines dieser Hormone zutrifft, beweisen unter anderem folgende Tatsachen: 1. Die Applikation des einen wie des anderen Hormons hat immer Häutung, aber nicht immer Wachstum oder Differenzierung zur Folge (bei hungernden Individuen, bei der Imago vgl. Wigglesworth, 1940, 1952 u. a.; Piepho u. a.). 2. Bei Anwesenheit des Juvenilhormons ruft weder das Aktivations- noch das Häutungshormon eine Differenzierung hervor, auch dort nicht, wo dies normalerweise der Fall wäre — z. B. im letzten Larvalinstar oder zu Beginn eines jeden Instars (vgl. Wigglesworth, 1952). 3. In Fällen, in denen das Hormon der Prothoraxdrüsen die Differenzierung verursacht (z. B. bei der Spermatogenese in vitro, Williams, 1952), erfolgt diese nur dort, wo sie normalerweise verlaufen würde, und zwar nur bis zum Stadium und nur im Umfang ihres natürlichen Verlaufs. (Daß die Wirkung des Aktivationshormons nur in einer Aktivierung des sekundär ge-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



hemmten Geschehens beruht, beweist unter anderem die Tatsache, daß die Spermatogenese bei vielen Insektenarten auch bei ziemlich alten erwachsenen Männchen verlaufen kann, bei denen eine Anwesenheit des Ecdysins nicht vorausgesetzt werden kann.)

Besonderes Interesse verdient das Aktivationshormon als ein Faktor, dessen Mangel in der überwiegenden Mehrzahl aller von diesem Gesichtspunkt studierten Fälle die Ursache der Diapause bildet. Auf diese Eigenschaft machte als erster WIGGLESWORTH (1936) auf Grund seiner Versuche an *Rhodnius prolixus* aufmerksam. Weitere experimentale Beweise in dieser Hinsicht erbrachte FUKUDA bei *Bombyx mori* (1940, 1941, 1944 u. a.); systematisch wurde diese Frage erst von WILLIAMS (1946, 1947, 1948 u. a.) bei *Platysamia cecropia* studiert. Aus diesen und einer ganzen Reihe neuerer Arbeiten

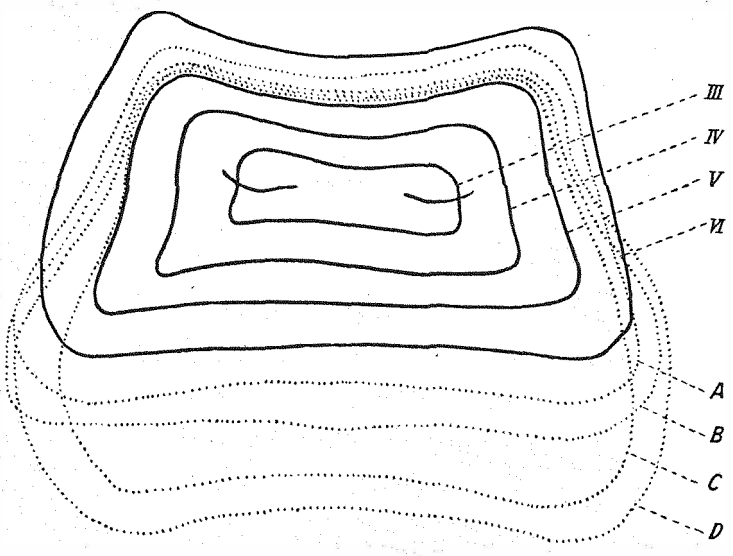


Fig. 4. Einfluß des Juvenilhormons auf die Form des Pronotums bei *Oncopeltus fasciatus Dal.* III—VI — C. allata anwesend seit Anfang des Instars; A — C — C. allata implantiert in verschiedenem Zeitablauf nach dem Anfang des Instars; D — ohne aktive C. allata (NOVÁK, 1951 b). III—V: die drei letzten normalen Larvalinstare, VI — abnorme, durch Implantation der C. allata hervorgerufene überzählige Nymphe; A—C: Übergangsformen zwischen Nymphe und Imago (adultoide Nymphen und nymphoide Imago), D — normale Imago

ist bekannt, daß die Diapause in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle durch eine zeitweilige Unterbrechung in der Produktion dieses Hormons hervorgerufen wird. Daß alle anderen Begleiterscheinungen der Diapause sekundäre Folgen des Mangels an Aktivationshormon sind, beweisen eindeutig die Versuchsergebnisse von WILLIAMS und anderen Autoren, welche besagen, daß diese Mangelerscheinungen in jeder beliebigen Phase der Diapause beseitigt und die normale Entwicklung durch Implantate aktiver neurosekretorischer Zellen (Einwirkung des Aktivationshormons) erneuert werden kann.

Über die Entstehung dieser zeitweisen Unterbrechung in der Produktion des Aktivationshormons sind sich gegenwärtig die meisten Autoren darin einig, daß sich hier neben hereditäten Voraussetzungen (z. B. der Voltinismus-Typ) verschiedene äußere Bedingungen geltend machen. Bei der echten Diapause sind es größtenteils diejenigen Bedingungen, unter welchen der Organismus in der vorangegangenen Entwicklungs-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



periode reifte, wobei das Nervensystem, wie bereits in einigen Fallen nachgewiesen wurde, mit seiner Transformation nervoser Erregungen in neurosekretorische Reaktionen eine vermittelnde Rolle innehat. Die erste und zweifellos klassische Arbeit, die sich mit diesem Wirkungsmechanismus befaßt, verdanken wir wiederum WIGGLESWORTH (1934), der bei *Rhodnius* die Abhangigkeit der Produktion des Gehirnhormons von dem nervosen Reiz aufgezeigt hat, der durch die Ausdehnung des mit Blut vollgesogenen Abdomens ausgelöst wird. Zu ahnlichen Erfahrungen gelangte in letzter Zeit DETINOVA (1954) bei Mucken der Gattung *Anopheles*. Nach beiden Arbeiten ist bei diesen blutsaugenden Arten ein bestimmter Ausdehnungsgrad des Abdomens unerlaßlich, wenn eine Hautung erfolgen soll; dieser Impuls und dadurch die Hautung wird durch Unterbrechung der Konnektiven in der Bauchganglionkette unmoglich gemacht. Trotzdem beweisen die Versuche des Verfassers an der Wanze *Oncopeltus*, die auch ohne wesentliche Abdominalausdehnung hauten kann, daß es sich um keine allgemeine Gesetzmaßigkeit, sondern eher um eine besondere Anpassung der blutsaugenden Insekten handelt.

Das Auftreten der Diapause wird neuerlich sehr interessant von JONES (1953) beleuchtet, nach dem auch die Beendigung der embryonalen Diapause bei *Locusta pardalina* vom Augenblick des normalen Produktionsbeginns der Neurosekretion in den medialen Zellen des Embryogehirns abhangig ist. Sollte diese Beobachtung auch bei anderen Insektengruppen mit embryonaler Diapause bestatigt werden, so wurde dies eine Übereinstimmung der embryonalen Diapause in Ursache und Mechanismus mit den anderen Formen der Diapause bedeuten.

Die Existenz des Aktivationshormons wurde bereits in vielen Insektenordnungen mit vollkommener und unvollkommener Verwandlung nachgewiesen. Experimentell nicht nachgewiesen wurde sie bisher bei den Insekten ohne Verwandlung (*Apterygota*), doch laßt das Vorkommen ahnlich geformter und aktiver neurosekretorischer Zellen im Gehirn dieser Gruppe kaum einen Zweifel an der Anwesenheit dieses Hormons zu. Auf Grund sehr eingehender Arbeiten auf dem Gebiet der vergleichenden Histologie des Nervensystems bei Gliederfußlern hat HANSTRÖM (1948) die Meinung ausgesprochen, daß die erwahnten neurosekretorischen Zellen der Insekten in ihrem Ursprung homolog mit jenen neurosekretorischen Zellen sind, die das sogennannte Frontalorgan der *Crustacea* bilden, das als Bildungsstatte der Farbwechselhormone bekannt ist.

## Häutungshormon (Ecdysin)

Die ersten Anzeichen der Existenz eines Hormons, das in den Thoraxdrusen (Prothorakal-, Ventral-, Pericardial(?)-, Kopfdrusen oder Ringdruse) gebildet wird und den Hautungsprozeß hervorruft, sind bereits bei HACHLOW (1933) zu finden. Den eindeutigen Beweis fur die Existenz dieses Hormons und seine Bildung in den (Pro-)Thoraxdrusen der Puppe von *Bombyx mori* erbrachte FUKUDA (1940 u. a.), dessen Schlusse spater von WILLIAMS (1946, 1947, 1948) bei der Art *Platysamia cecropia* uberpruft und eingehender verarbeitet wurden. Weitere Kenntnisse dieses Hormons und seiner Entstehung bei den meisten Insektengruppen verdanken wir PFLUGFELDER (1946 — verschiedene Gruppen der Heterometabolen), B. SCHARRER (1948 — *Blattaria*), WIGGLESWORTH (1951, 1952 — *Hemiptera*), M. THOMSEN (1951 — *Diptera*), ARVY & GABE (1952 — *Ephemeroptera, Odonata*), URS (1952 — *Neuroptera*), POSSOMPÉ (1953 — *Diptera*), L'HÉLLIAS (1953 — *Hymenoptera*) und anderen.

Das Hormon der Thoraxdrusen ist das erste Insektenhormon, das chemisch isoliert und in kristallinischer Form hergestellt werden konnte. Dieser Erfolg, ein Werk von BUTENANDT & KARLSON (1954), brachte ein Produkt, das mit positivem Erfolg von WIGGLESWORTH bei *Rhodnius prolixus* und von WILLIAMS bei *Platysamia cecropia* testiert wurde. KARLSON (1955) bezeichnete es an Stelle des bisher ublichen „Hautungshormon" oder der unrichtigen Bezeichnung „growth and differentiation hormone" zutreffend als Ecdyson.[1])

[1]) Der Verfasser gibt der Form mit der ublicheren Endung „-in" den Vorzug, in Übereinstimmung mit der WIGGLESWORTHschen Bezeichnung Neotenin fur Juvenilhormon.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



Das Hautungshormon wurde bisher, ähnlich wie das Aktivationshormon, bei Apterygoten nicht nachgewiesen, obzwar komparable Grunde wenig Zweifel zulassen, daß es auch bei diesen vorkommt. B. SCHARRER (1948) leitet die Phylogenese der Thoraxdrusen von den Nephridienkanalen der Anneliden ab und verweist auf einige Eigenschaften, die sie mit der Tymusdruse der Wirbeltiere gemeinsam haben. Zum Unterschied von den neurosekretorischen Gehirnzellen kann die aktivierte Thoraxdruse allein nach ihrer Transplantation in ein Individuum, dem diese Druse oder die neurosekretorischen Zellen des Protocerebrums entfernt worden waren, die Hautung hervorrufen. In der Verwandlungsperiode und auch zu Beginn der Imaginalperiode unterliegen die Thoraxdrusen einer Degeneration, weshalb das erwachsene Insekt mit Verwandlung zur Hautung unfahig ist. Implantate der aktivierten Thoraxdruse bewirken eine uberzahlige Hautung beim adulten Individuum auch noch ziemlich lange nach der Verwandlung.

## Juvenilhormon (Neotenin)

Fur die Frage nach dem Wesen und der Entstehung der Metamorphose ist von großter Bedeutung das Inkret der Corpora allata, das sogenannte Juvenilhormon, das erstmalig von WIGGLESWORTH (1935, 1936) bei *Rhodnius prolixus* nachgewiesen und als „Hemmungshormon" (inhibitory hormone) bezeichnet wurde. WIGGLESWORTH selbst anderte spater diese Bezeichnung zutreffender in Juvenilhormon (1940) und letzlich in Neotenin (1954) ab. Das Inkret wird auch „status-quo-hormone" (WILLIAMS, 1952) und „Larvalhormon" (WEBER, 1954) genannt.[1]) Bald nach WIGGLESWORTH stellte PFLUGFELDER eine ahnliche Wirkung der Corpora allata bei der Stabheuschrecke (*Dixippus morosus*) fest (1937), BOUNHIOL bei *Bombyx mori* (1938), PIEPHO bei *Galleria mellonella* (1938), PFEIFFER bei *Melanophus diferentialis* (1939). Heute ist das Juvenilhormon bei allen großeren Insekten-Ordnungen (*Hymenoptera, Coleoptera, Diptera, Neuroptera* u. a.) experimentell nachgewiesen; seine Wirkung kann bei allen Insekten mit Verwandlung als unerlaßlich vorausgesetzt werden.

Zum Unterschied von den beiden vorerwahnten Metamorphosehormonen greift das Juvenilhormon unmittelbar in das Geschehen der Formenentwicklung ein. Eine Implantation von aktiven Drusen in eine Larve, die sich am Beginn des letzten Instars befindet, verhindert zwar die Verwandlung, verursacht aber eine weitere, uberzahlige Larvalhautung, deren Ergebnis eine abnorm große Larve ist, die sich spater zur abnorm großen Imago verwandeln kann. Werden spater im Verlauf des letzten Instars Corpora allata implantiert, so entstehen Übergangsformen zwischen der letzten Larve und der Imago. Es kann auf diese Weise eine luckenlose Reihe solcher Übergangsformen geschaffen werden, die mit der Normallarve des letzten Instars beginnt und mit der Imago endet.

Wenn umgekehrt Corpora allata von Larven auf jungeren Stadien operativ entfernt werden, so kommt es zu einer vorzeitigen Verwandlung und zur Unterbrechung der weiteren Entwicklung (1). Das Juvenilhormon ubt seine Wirkung nicht nur auf die Metamorphose aus, sondern beeinflußt noch eine Reihe anderer Prozesse im Insektenkorper. Bei erwachsenen Weibchen vieler Insektenarten (mit Ausnahme derjenigen, bei welchen die Eiablage unmittelbar nach der Entpuppung folgt, z. B. *Bombyx mori*) bedingt das Juvenilhormon die normale Funktion der follikularen Zellen und damit auch das Reifen der Eier (2). Bei beiden Geschlechtern bildet dieses Hormon die Voraussetzung einer normalen Entwicklung der akzessorischen Geschlechtsdrusen (3). Es wurde sein positiver Einfluß auf den Gesamtmetabolismus festgestellt; so z. B. verursacht die Exstirpation der Corpora allata in den *Calliphora*-Mannchen ein Sinken des Sauerstoffverbrauchs um 24%, ihre Implantation gegenteilig einen Anstieg um 19% uber den Normalwert (4). Ferner wurde der Einfluß des Juvenilhormons auf eine Reihe weiterer Prozesse des Stoffwechsels beobachtet, so z. B. auf die Fettaufspeicherung (5), den Wasserhaushalt (6), die Menge der Hamolymphe (7) und einige weitere Wirkungen.

[1]) Die Bezeichnung „Larval-Hormon" kann nicht fur glucklich gehalten werden, weil das Hormon auch bei der Imago vorkommt und dort eine bedeutende Funktion hat.



DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



Das Juvenilhormon ist dabei nicht geschlechtsspezifisch und bleibt vom ersten Instar bis zur Imago identisch. Seine Wirkung beginnt vor dem Ende der Embryonalperiode, nach Bildung der Corpora allata, die als Einstülpung des Ektoderms an der Grenze von Mandibular- und Maxillarsternit entstehen. Seine Produktion im Larvenstadium erfolgt nicht zusammenhängend, sondern wird unterbrochen in der Zeit jeder einzelnen Häutung, welche die Hormonbildung praktisch unterbricht. Daher dauert es in jedem Instar nach der Häutung immer eine gewisse Zeit, bis die minimale wirksame Konzentration im Blut wieder erreicht wird. Im letzten Larvalinstar ist eine solche Konzentration überhaupt nicht vorhanden, sie erscheint aber wieder bei der Imago, und zwar nach einer bestimmten Anfangsperiode, die gewöhnlich mit dem Eintritt der Geschlechtsreife endet (vgl. WIGGLESWORTH, 1956, PFEIFFER, 1945 und andere).

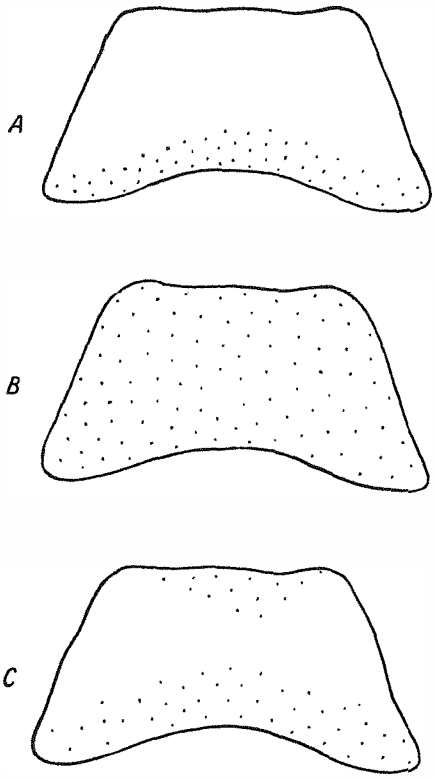


Fig. 5. Verteilung der Mitosen in der Epidermis des Pronotums bei *Oncopeltus fasciatus Dal.* A — zu Beginn des Instars, B — unter dem Einfluß des Juvenilhormons; C — in Abwesenheit des Juvenilhormons in aktiver Konzentration. (Die Stelle der Insertion der dorsoventralen Muskulatur wird nicht berücksichtigt)

Die Corpora allata besitzen also mit ihrer Produktion des Juvenilhormons für den Insektenkörper eine Bedeutung, die in mancher Hinsicht mit jener der Hypophyse bei Wirbeltieren übereinstimmt. HANSTRÖM (1939 u. a.) und B. & E. SCHARRER (1944, 1952) haben diese Ähnlichkeit eingehender ausgearbeitet und gezeigt, daß sie eine tiefere Grundlage hat und vielfach den Rahmen einer bloßen Analogie überschreitet. Während die Corpora allata mit ihrer weitreichenden Beeinflussung verschiedener Funktionen des Organismus dem Hypophyse-Vorderlappen entsprechen, der das Wachstumshormon bildet, entspricht das System: neurosekretorische Zellen der Pars intercerebralis + Corpora cardiaca, das durch die neurosekretorischen Bahnen beider Nervenpaare der Corpora cardiaca verbunden ist, wesentlich dem System: neurosekretorische Zellen des Hypothalamus + Hypophyse-Hinterlappen, das ebenfalls durch neurosekretorisch leitende Nervenbahnen verbunden ist (E. SCHARRER, 1952). In den endokrinen Systemen der Insekten und Wirbeltiere bestehen also Ähnlichkeiten, die nicht minder bedeutungsvoll sind als jene Analogien in der grundsätzlichen Anordnung des Nervensystems und anderer Organgruppen beider Stämme.

Der Beweis der Unspezifität zwischen den verschiedenen Ordnungen ließ das Bedürfnis nach einer einheitlichen Erklärung aller Erkenntnisse entstehen, die durch Versuche mit dem Juvenilhormon an den verschiedensten Insektenarten gewonnen wurden. Dieses Bestreben um eine solche einheitliche Konzeption der Wirkung des Juvenilhormons stieß vor noch nicht sehr langer Zeit auf zahlreiche scheinbare Widersprüche in den Erfahrungen mit der Hormonalwirkung bei den verschiedenen Insektenarten.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



Während in fast allen Fällen eine Implantation von aktiven Corpora allata des vorletzten Instars in das letzte Larvalinstar metamorphosehemmend wirkt (daher die ursprüngliche Bezeichnung "inhibitory hormone" bei WIGGLESWORTH), bilden dieselben Corpora allata bei der Imago die Voraussetzung einer Normalentwicklung typisch imaginaler Anteile, wie es die Zellen der Eifollikeln und akzessorischen Drüsen des Männchens sind (vgl. WIGGLESWORTH, 1936 u. a.). Verschiedene Erklärungen dieser Tatsache, z. B. mit der Existenz zweier unterschiedlicher Systeme in jeder Zelle, eines imaginalen und larvalen (vgl. WIGGLESWORTH, 1940, 1948), mit einer allmählichen Überhandnahme des „Wachstums- und Differenzierungshormons" (B. SCHARRER, 1948) oder die Theorie der Hormonalbalanze (PIEPHO, 1951, 1952; WIEDBRAUCK-MAYER, 1951) waren nicht ganz befriedigend.

Ein ähnlicher Widerspruch bestand zwischen der Erfahrung mit der Entwicklungshemmung bei imaginalen Anteilen und dem allgemein den Metabolismus fördernden Charakter des Juvenilhormons. Diese Beschaffenheit des Juvenilhormons wurde erstmalig von PFLUGFELDER (1939, 1941) beschrieben und von PFEIFFER (1945) und von E. THOMSEN (1949) an völlig unterschiedlichem Material (Heuschrecke und Fliege) mit verschiedener Methodik eindeutig bestätigt. Über die Widersprüche in der Feststellung der negativen Wirkung der Corpora allata des letzten Instars auf die Corpora-allata-Funktion der jüngeren Instare und in einigen anderen Beobachtungen wird später gesprochen werden. Alle diese scheinbaren Gegensätze kommen in Wegfall und werden — wie sich aus den weiteren Ausführungen ergibt — durch die grundlegenden Voraussetzungen der Gradient-Faktor-Theorie erklärt (NOVÁK, 1951 a, b).

## Der „Gradient-Faktor"

Die genaue Analyse der Formenänderungen, die bei *Oncopeltus fasciatus* einerseits im Verlauf der normalen Larvenentwicklung, andererseits bei einer Reihe von künstlich durch Transplantation aktiver Corpora allata in das letzte Larvalinstar hervorgerufenen Übergangsformen zwischen dem letzten Larvalinstar (Nymphe des V. Stadiums) und der Imago eintreten, hat gezeigt, daß die Veränderung beim Übergang von der Larvalperiode in die Verwandlungsperiode als Übergang vom gleichmäßigen (isometrischen, harmonischen) Wachstum der Larvalperiode zum ungleichmäßigen (allometrischen) Wachstum der Verwandlungsperiode generalisiert werden kann (NOVÁK, 1951 b; vgl. Fig. 3, 4). Während in der Larvalperiode alle Körperteile — bis auf die im weiteren gewürdigte Ausnahme — gleichmäßig schnell wachsen, kommt in der Verwandlungsperiode das Wachstum bei den larvalen Anteilen zum Stillstand, schreitet aber bei den imaginalen Anteilen (nach dem Zuwachs im letzten Larvalinstar zu schließen) entsprechend intensiver fort.

Aus der Abbildung der erwähnten, durch Implantation von Corpora allata auf verschiedenen Stadien des letzten Instars gewonnenen Übergangsformen ist ersichtlich: 1) Die Wirkung des Juvenilhormons beruht in der Aktivierung des Wachstums larvaler Anteile. 2) Der Zuwachs der larvalen Anteile des Rückenschildes ist um so größer, je länger die Einwirkung des Juvenilhormons andauert; er bewegt sich in der Mitte zwischen dem Maximum bei der überzähligen Nymphe des VI. Instars und dem Nullwert bei der normalen Imago. 3) Der Zuwachs der imaginalen Anteile des Rückenschildes, also vor allem an seinem Hinterrand, ist in-



DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



direkt proportional zum Zuwachs beim larvalen Anteil — je mehr der larvale Anteil wächst, desto weniger wächst der imaginale. Sein Zuwachs ist am geringsten und gleich dem Zuwachs des larvalen Anteils bei der überzähligen VI. Nymphe und maximal bei der normalen Imago.

Ein Vergleich mit den Verhältnissen bei anderen Körperteilen derselben Individuen und mit anderen Heterometabola- und Holometabola-Arten zeigt, daß diese Beziehungen ganz allgemein für alle Insekten mit Verwandlung (*Pterygota*) gelten. Auf Grund dieser Generalisation können die drei folgenden Gesetze formuliert werden (Novák, 1951 b):

1) Die Wirkung des Juvenilhormons beruht in der Aktivierung der larvalen Körperteile, die bei seiner Abwesenheit unfähig sind zu wachsen.

2) Die Intensität des Wachstums der imaginalen Körperteile ist indirekt proportional zum Wachstum der larvalen Körperteile.

3) Das Wachstum der imaginalen Körperteile wird durch die Wirkung des Juvenilhormons nicht unterdrückt, sondern nur eingeschränkt.

Versuche mit der Beseitigung des Hormonspenders in jüngeren Larvalinstaren durch Dekapitation (Wigglesworth, 1936) oder Allatektomie (Bounhiol, 1938 u. a.) zeigen, daß es bei seiner Abwesenheit zu einer mehr oder weniger vollwertigen Verwandlung bereits im ersten oder in jedem beliebigen folgenden Larvalinstar kommt. Das bedeutet aber, daß die larvalen Anteile bereits vom Beginn der Larvalentwicklung an zu jeglichem Wachstum unfähig sind, wenn ihnen die minimale Konzentration des Juvenilhormons nicht zur Verfügung steht, und daß gerade diese Unfähigkeit die unmittelbare Ursache der Formentwicklung ist, die am Ende der Larvalentwicklung beginnt und als Metamorphose bezeichnet wird. Es ergibt sich also die wichtige Frage nach der Ursache der Unfähigkeit larvaler Körperanteile zum Wachstum.

Eindeutige Experimentalbeweise, welche die Beantwortung dieser Frage ermöglichen würden, liegen bisher nicht vor. Die Tatsache aber, daß durch die Wirkung eines einzigen oder zumindest physiologisch einheitlichen Stoffes in Gestalt des Inkrets der Corpora allata, des Juvenilhormons, diese Unfähigkeit zum Wachstum vollständig beseitigt werden kann, berechtigt zu der Annahme, daß die Ursache im Verlust eines bestimmten, dem Juvenilhormon physiologisch gleichwertigen Stoffes gesucht werden muß.

Auf dieser Grundlage wurde die Hypothese von der Existenz eines Stoffes aufgestellt, dessen Mangel in den larvalen Körperanteilen als Ursache ihrer Wachstumsunfähigkeit bei Abwesenheit des Juvenilhormons angesehen wird. Dieser Stoff wurde als Gradient-Faktor deshalb bezeichnet, weil seine Anwesenheit und die Art seiner Verteilung in den übrigen, imaginalen Körperanteilen die sichtliche Entstehungsursache der Gradienten des ungleichmäßigen (allometrischen) Wachstums in der Verwandlungsperiode bildet. Die Anwesenheit dieses Gradient-Faktors in den

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



einen und seine Abwesenheit in den anderen Körperanteilen ist die Ursache des Unterschiedes zwischen den larvalen und imaginalen Anteilen.

Aus der Möglichkeit, den Gradient-Faktor vollwertig durch das Juvenilhormon zu ersetzen, ergibt sich die Vermutung, daß der Gradient-Faktor, ähnlich wie das Juvenilhormon, ein Stoff von der Art eines Biokatalysators (Wachstumsfaktors) ist. Sein einziger, unumgänglicher Unterschied im Vergleich zum Juvenilhormon besteht in seiner Bindung an diejenigen Körperanteile (Zellen), in denen er gebildet wird und deren Wachstum er bedingt, also an die imaginalen Körperanteile. Der Stoff besitzt somit den Charakter eines Desmo-Ferments (vgl. WINCK, 1950) bzw. Desmo-Hormons- zum Unterschied von der lyo-hormonalen Beschaffenheit des Juvenilhormons. Seine Bindung an imaginale Körperanteile schließt allerdings nicht aus, daß er sich unter gewissen Umständen, z. B. zur Zeit ihres intensivsten Wachstums in der Verwandlungsperiode von diesen ausbreitet und so die umgebenden Larvalgewebe beeinflussen kann. Auf diese Weise werden wahrscheinlich einige Erscheinungen der sich allmählich ausbreitenden mitotischen Aktivität und der Imaginaleigenschaften (Strukturen der Cuticula und des schwarzen Pigments) erklärt werden können. Diese erfordern aber noch eine genauere Analyse.

Es wird vorausgesetzt, daß der Gradient-Faktor ursprünglich, d. i. vor dem Ende der Embryonalperiode (auf dem polypoden Stadium), in allen Körperteilen enthalten ist, daß er aber aus den larvalen Anteilen in diesem Zeitraum verschwindet, so daß diese nur dann weiterwachsen können, wenn sie für ihn einen vollwertigen Ersatz aus der Hämolymphe in Gestalt des Juvenilhormons erhalten. Über die Ursachen und den genauen Zeitablauf dieses Verlustes des Gradient-Faktors in den larvalen Anteilen können vorläufig nur Vermutungen angestellt werden. Es bestehen jedoch einige Gründe für die Annahme, daß dieser Verlust und der mit ihm zusammenhängende Verlust der Wachstumsfähigkeit hervorgerufen wird durch eine Aktivierung des Gradient-Faktors mit gewissen Stoffen, die sich im Verlauf der Formenentwicklung in den entsprechenden Anteilen bilden.

Diese Inaktivierung ist nicht umkehrbar, sie kann jedoch durch die Einwirkung des Juvenilhormons bis zu einem gewissen Grade kompensiert werden, nach dem die Wachstumserneuerung der larvalen Anteile bereits unmöglich geworden ist. Es handelt sich also offenbar um eine zweiphasige Veränderung, deren erste, umkehrbare Phase das Ergebnis der Inaktivierung des Gradient-Faktors, die zweite, nicht umkehrbare Phase das Ergebnis der Zerstörung eines anderen Anteiles der larvalen Gewebe bzw. eines anderen, für das Wachstum unentbehrlichen und durch das Juvenilhormon unersetzbaren Faktors ist.

Hinsichtlich des zeitlichen Ablaufs dieser Veränderungen ist die Tatsache wichtig, daß die Beseitigung des Spenders des Juvenilhormons durch Allatektomie oder Dekapitation bereits im ersten Larvalinstar zu

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



einer mehr oder weniger vollkommenen Verwandlung führen kann, woraus zu schließen ist, daß diese Veränderungen zumindest bei der Mehrzahl der Insekten zeitlich annähernd zwischen dem polypoden und oligopoden Stadium der Embryogenese vor sich gehen.

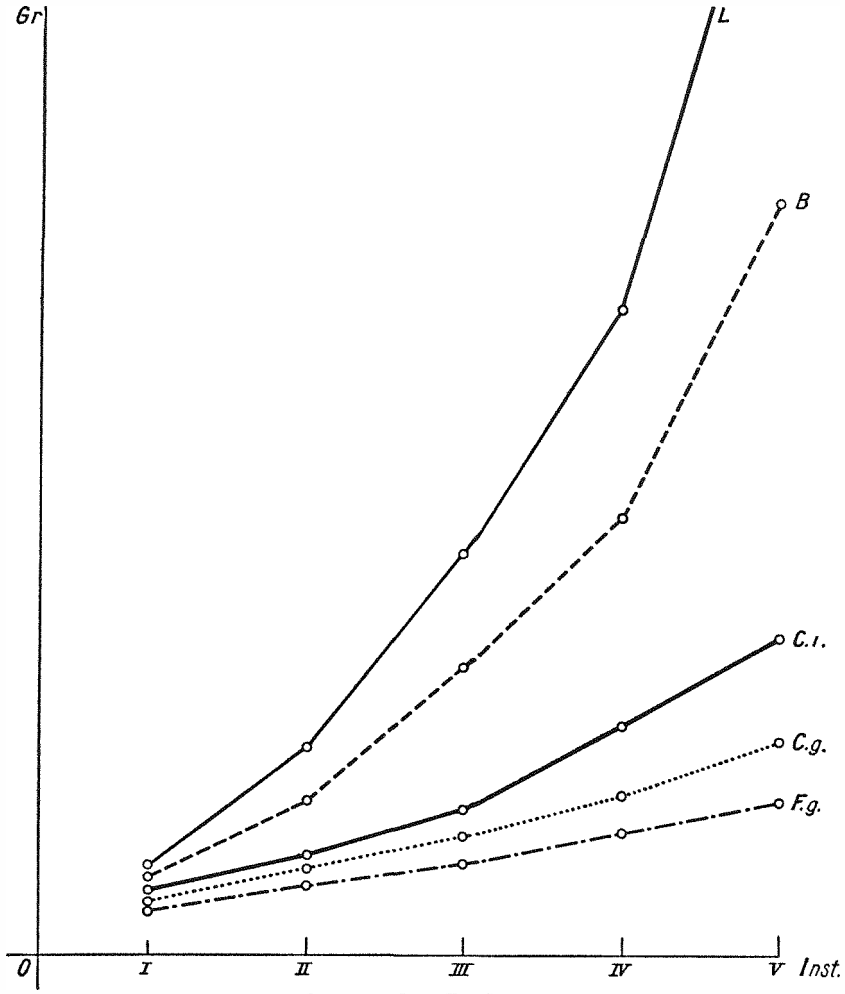


Fig. 6. Der Vergleich des Wachstums der C. allata (C. l.) während der fünf Larvalinstare bei *Bombyx mori L.* (Novák, 1954). Abscisse — Alter des gemessenen Individuums; Ordinate — relative Größe des Körperteiles. I—V: das erste bis fünfte Larvalinstar (unmittelbar nach der Häutung), F. g. — Frontalganglion, C. g. — Cerebralganglion, B — Kopfbreite, L — Körperlänge

Die angeführten Gründe zeugen für eine physiologische Individualität des Gradient-Faktors, die allerdings noch nicht auf seine chemische Individualität schließen läßt. Auch wenn die Arbeitshypothese von der

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



Existenz eines wirklich einzigen Stoffes (Desmo-Hormons) am geeignetsten zu sein scheint, so kann doch die Möglichkeit nicht außer acht gelassen werden, daß es sich hier in Wirklichkeit um einen ganzen Komplex von Stoffen handelt, die nur mit einer bestimmten Funktionsgruppe übereinstimmen.

Es ergibt sich ferner die Frage, ob der Gradient-Faktor in allen Körperteilen (Bein- und Flügelimaginalscheiben, innere Organe, Geschlechtsorgane) identisch ist. Einige Beobachtungen, wie z. B. die Übereinstimmung in der Lagerung des Gradient-Faktors und der imaginalen Körperanteile bei *Oncopeltus fasciatus* („das schwarze Pigment wird bei dieser Art zum Indikator des Gradient-Faktors" — vgl. Novák, 1951 b, 1955 a) scheinen für eine bejahende Beantwortung dieser Frage zu sprechen. Eine definitive Lösung dieses Problems und ebenso der Frage nach dem Anordnungsmodus des Gradient-Faktors in der Zelle bleibt der künftigen Forschung überlassen, die sich bereits mit diesem Problem befaßt. Es bestehen auch Gründe, welche eine viel größere Ausbreitung und Bedeutung des Gradient-Faktors in der Morphologie der Lebewesen möglich erscheinen lassen (Novák, 1955 b).

Die Voraussetzung der Existenz des Gradient-Faktors ist also vorläufig nur eine mehr oder weniger wahrscheinliche Arbeitshypothese, deren definitiver Beweis aus mehreren Gründen keinesfalls einfach sein wird. Doch die Tatsache, daß seine bloße Voraussetzung eine leichte und einfache Beantwortung bisher ungelöster Fragen und die Erklärung scheinbarer Widersprüche ermöglicht, seine Bedeutung für die Ausarbeitung einer Gesamtkonzeption der Metamorphose (Gradient-Faktor-Theorie der Metamorphose) sowie für die Beleuchtung ihrer Entstehung und Phylogenese verleihen dieser Hypothese nach Ansicht des Verfassers eine volle Berechtigung. In jedem Falle werden manche Schlüsse und festgestellten Gesetzmäßigkeiten, zu deren Erkennung die Voraussetzung des Gradient-Faktors verhilft, ohne Rücksicht auf die definitive Bestätigung der Hypothese in Gültigkeit bleiben.

## Gradient-Faktor-Theorie der Metamorphose

Einer der wichtigsten Vorzüge, welche die Voraussetzung des Gradient-Faktors neben seiner Eignung als fruchtbare Arbeitshypothese bei Lösung des Grundproblems der Formendifferenzierung aufweisen kann, ist ihre Bedeutung für die Erklärung scheinbarer und wirklicher Widersprüche in den Ergebnissen von Experimentaluntersuchungen über die Wirkung der Metamorphosehormone, besonders des Juvenilhormons. Auf diese Widersprüche macht in letzter Zeit Weber (1954, p. 166—167) aufmerksam und schließt: „Aus allen diesen Erwägungen ergibt sich, daß mit der Feststellung eines Antagonismus zwischen dem Larval- und Metamorphosehormon das verwickelte Problem der Metamorphose zwar mit Erfolg angegriffen, aber nicht gelöst wurde." Erst eine auf die Hypothese des

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



Gradient-Faktors sich stützende Erklärung zeigt die Möglichkeit, das Wesen der Metamorphose zu beleuchten und der Insektenverwandlung jenen Hauch des Geheimnisvollen zu nehmen, von dem auch viele Autoren der Gegenwart sprechen.

Unter den erwähnten Widersprüchen ist am wichtigsten der Gegensatz zwischen der Metabolismus und Wachstum allgemein fördernden Eigenschaft des Juvenilhormons und seiner negativen Wirkung auf die Formendifferenzierung und damit auch auf die Verwandlung. Die mit den Insektenhormonen arbeitenden Autoren hatten bisher versucht, diesen Gegensatz in ihren Ergebnissen mit einem Wirkungsantagonismus der einzelnen Metamorphosehormone zu erklären: des Hormons der Corpora allata, das die Larvalentwicklung bzw. die „Larvalhäutung" selektiv beeinflussen würde, und der Hormone aus der Pars intercerebralis und den Thoraxdrüsen, welche die Metamorphose und die .,Imaginalhäutung" hervorrufen sollen. So spricht Wigglesworth (1940 a, 1948) von einem in jeder Zelle anwesenden latenten zweifachen System, dem Larval- und Imaginalsystem, gegebenenfalls auch von einem "morphogenetic system within the cell, which aquires different properties, depending upon the circulating hormones with which it interacts", und Williams (1952) von „revolutionary tendencies of the growth and differentiation hormone which are opposed by the status quo hormone". Andere Autoren erblicken die Ursache in einer Hormonalbalance, die sich im Entwicklungsverlauf „allmählich vom Jugendhormon zum Häutungshormon verschiebt" (Piepho, 1951) oder in einem Larvalhormonsystem, Puppenhäutungshormonsystem, Imaginalhäutungshormonsystem u. ähnl.

Wie sich jedoch aus der oben zitierten Schlußfolgerung Webers (1954) und der unlängst erschienenen Monographie von Wigglesworth (1954) ergibt, ist keine dieser Erklärungen befriedigend. Abgesehen davon, daß für die positive Beeinflussung der Verwandlung durch jedes der beiden angeführten Hormone kein eindeutiger Experimentalbeleg vorhanden ist, erklärt unter anderem keine dieser Hypothesen, warum das Juvenilhormon bei seiner negativen Wirkung auf die Verwandlung andererseits das Wachstum und die Funktion so ausgesprochen imaginaler Körperteile positiv beeinflußt, wie es die Ovarialfollikel erwachsener Weibchen und die akzessorischen Drüsen erwachsener Männchen sind. Sie geben auch keine befriedigende Erklärung für die Ursache des Ausbleibens der Corpora allata-Funktion im letzten Larvalinstar ("counting of instars", Wigglesworth, 1948, 1954), für die Ursache des allmählichen Wachstums imaginaler Anteile in der larvalen Periode des gleichmäßigen Wachstums u. a.

Beurteilen wir nun diese Frage vom Standpunkt der Gradient-Faktor-Theorie. Wie sich aus den oben ausgeführten morphologischen, histologischen und physiologischen Erkenntnissen ergibt, ist die Summe der als Metamorphose bezeichneten Formenveränderungen das Ergebnis des un-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



gleichmäßigen Wachstums imaginaler Körperanteile, das im letzten Larvalinstar das bisherige, für die Larvalperiode bezeichnende gleichmäßige Wachstum des ganzen Insektenkörpers ablöst. Die an *Oncopeltus fasciatus* vorgenommenen Versuche haben gezeigt, daß die Ursache dieses ungleichmäßigen Wachstums in dem Wachstumsstillstand bei den larvalen Anteilen besteht, der wiederum eine Folge der fehlenden Produktion von Juvenilhormon ist. Wird dem Individuum auf dem letzten Instar

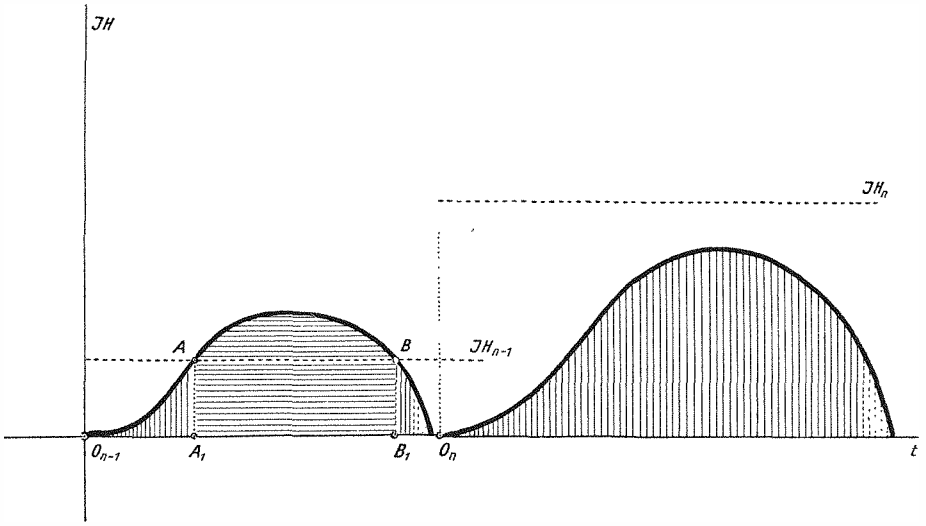


Fig. 7. Graphische Darstellung des Verhältnisses des Wachstumtypes von dem Augenblick des Erreichens der minimalen effektiven Konzentration des Juvenilhormons. Abscisse — Zeit der Postembryonalentwicklung, Ordinate — produzierte Menge des Juvenilhormons. Senkrechte Schraffierung — allometrisches Wachstum, horizontale Schraffierung — isometrisches Wachstum. $O_{n-1}$ Anfang des vorletzten Instars, $JH_{n-1}$ — Menge des Juvenilhormons, die notwendig ist für das Erreichen der minimalen effektiven Konzentration in der Haemolymphe des vorletzten Instars, JH$_n$ — dasselbe im letzten Instar. A — Augenblick des Erreichens der minimalen effektiven Konzentration, B — Augenblick der Senkung der JH-Menge in der Haemolymphe unter die effektive Konzentration, $A_1B_1$ — Zeitabschnitt des gleichmäßigen Wachstums

künstlich (durch Implantation von Corpora allata oder durch Parabiose mit einem Individuum mit aktiven C. allata Juvenilhormon verabreicht, so kann der Verwandlungsablauf in jeder beliebigen Periode unterbrochen werden, wodurch die erwähnten Übergangsformen zwischen Nymphe und Imago erzielt werden. Umgekehrt hat der vorzeitige Entzug des Spenders von Juvenilhormon durch Dekapitation oder Allatektomie in den jüngeren Larvalinstaren, wie wir gesehen haben, eine vorzeitige Verwandlung zur Folge (vgl. Wigglesworth, 1936, Bounhiol, 1936, 1937; Pflugfelder 1937; B. Scharrer 1946 u. a.). Eine solche vorzeitige Verwandlung, wenn auch natürlich nur in einem entsprechend kleineren Umfang, kann bereits im ersten Larvalinstar eintreten (Wigglesworth, 1936).

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



Das Wachstum der larvalen Körperanteile während der ganzen Larvalperiode ist also nur bei Anwesenheit des Juvenilhormons möglich. Es entsteht somit die Frage nach dem Wirkungsbeginn dieses Hormons. Die Versuche von Pflugfelder (1937) zeigen, daß bei *Dixippus morosus* die Sekretion einer wirksamen Hormonmenge bereits bei den Embryonen dieser Art eintritt. Diese Tatsache wurde später vom Verfasser bei den Embryonen von *Oncopeltus fasciatus* mit positivem Ergebnis nachgeprüft (Novák, 1951 b). Durch Implantation der vorderen Embryohälfte (mit C. allata) in eine Nymphe am Beginn des letzten Instars entstand nach der Imaginalhäutung in der Umgebung des Implantats auf kleiner Fläche eine nymphale Cuticula; die Implantation der rückwärtigen Hälfte dagegen zeigte diese Wirkung nicht. Die Entfernung beider Ordnungen (*Orthoptera* und *Hemiphera*) spricht für die allgemeine Gültigkeit dieser Gesetzmäßigkeit. Dieser Schluß wird auch von embryologischen Beobachtungen bestätigt, die aufzeigen, daß sich die Corpora allata bereits vor dem Abschluß der Embryogenese entwickeln und eine normale Form annehmen (Mellanby, 1937; Poulson, 1945), und daß, annähernd zur selben Zeit, das für die ganze Embryonalperiode charakteristische ungleichmäßige Wachstum mit den Formenveränderungen sich in das gleichmäßige larvale Wachstum verwandelt. Gäbe es also kein Juvenilhormon, so würde kein gleichmäßiges Wachstum eintreten und die Formenveränderung, das Wesentliche der Verwandlung, würde bereits in der Embryonalperiode vor sich gehen und die weitere Entwicklung daher ohne Formenveränderungen verlaufen. Das ist im allgemeinen der Zustand, wie er bei den Apterygoten bekannt ist, die bis auf wenige Ausnahmen (vgl. Cazal, 1948) keine Corpora allata besitzen.

Daraus ergibt sich der weitere Schluß, daß die Insektenverwandlung nichts anderes ist als eine zeitweilige Unterbrechung bzw. Verzögerung der Formenveränderungen, die sonst am Ende der Embryonalperiode verlaufen würden. Die Verzögerung der letzten morphogenetischen Phase wird durch das Juvenilhormon bewirkt, welche das Wachstum und die normale Funktion der larvalen Körperanteile verlängert, die ansonsten aufhören würden zu wachsen und bereits in der Embryonalperiode reduziert würden. Da also ihr Wachstum während dieser ganzen Zeit von der Wirkung des Juvenilhormons völlig abhängig ist, hat sein zeitweiliger Mangel im letzten Larvalinstar eine gleichmäßige Ausschaltung des Großteils der Körpermasse zur Folge. Da ferner die larvalen Anteile während der Wirkungsdauer des Juvenilhormons bedeutend wachsen und der Verlust ihrer Wachstumsfähigkeit, zum Großteil auch ihrer Lebensfähigkeit gleichzeitig im ganzen Körper eintritt — bei Abwesenheit des Juvenilhormons können nämlich nur die den Gradient-Faktor enthaltenden imaginalen Anteile (Imaginalscheiben bei Holometabolen) wachsen — erreichen diese Veränderungen jenes umstürzende Ausmaß, das für die Verwandlung der meisten Insekten bezeichnend ist.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



Die Hauptursache für die oben erwähnten unrichtigen Voraussetzungen einer positiven Wirkung des Häutungs- bzw. Aktivationshormons auf die Verwandlung war sichtlich die Tatsache, daß sich das Wachstum imaginaler Anteile vom Augenblick der Unterbrechung des gleichmäßigen Wachstums infolge des Mangels an Juvenilhormon plötzlich beschleunigt. Der unrichtige Schluß auf eine Entwicklungshemmung bei imaginalen Anteilen in der Larvalperiode wurde bereits erwähnt. In Wirklichkeit ist in jedem Larvalinstar der Zuwachs bei den imaginalen Anteilen vom Augenblick ihrer Bildung an größer als der Zuwachs der sie umgebenden larvalen Anteile. Es besteht also kein Grund für die Voraussetzung, daß das Juvenilhormon oder irgendein anderer stofflicher Faktor in dieser Periode das Wachstum imaginaler Anteile hemmen würde. Und ebensowenig kann die aktive Wirkung irgendeines anderen Faktors auf die Wachstumsbeschleunigung bei diesen Anteilen im Zusammenhang mit der Funktionsunterbrechung des Juvenilhormons vorausgesetzt werden.

Diese Beschleunigung ist nämlich, wie in einer früheren Arbeit gezeigt wurde (Novák, 1951 a, b), eine unvermeidliche und automatische Folgeerscheinung der Erhöhung des Anteils imaginaler Strukturen am Verbrauch der Nährstoffmenge im Insektenkörper, die durch den Wegfall des Anspruchs larvaler Anteile bedingt ist. Die Menge der Nährstoffe, die einem bestimmten Körperteil im gegebenen Augenblick durch Vermittlung der Hämolymphe zur Verfügung steht, ist nicht nur von der Menge der Nährstoffe im Körper bzw. von der Schnelligkeit ihrer Zunahme durch Verdauung abhängig, sondern unter anderem weitgehend auch davon, inwieweit die übrigen Körperteile an dem Verbrauch dieser Totalmenge beteiligt sind. Je kleiner der Verbrauch des übrigen Körpers, desto größer die Menge, die einem bestimmten Körperteil zur Verfügung steht. Diese Beziehung (Novák, 1951 b), die wir als „Gesetz der inneren Verbrauchskorrelation" bezeichnen können, ist offenbar allgemein gültig für sämtliche Lebewesen und macht sich besonders dort geltend, wo der Organismus mit einer unveränderlichen Nährstoffmenge disponiert, die durch Nahrungsaufnahme nicht vergrößert werden kann, wie es eben in der Embryonal- und Puppenperiode der Holometabolen der Fall ist. Sie kann so definiert werden, daß die einem bestimmten Teil des Organismus zur Verfügung stehende Nährstoffmenge ($R_x$) unter sonst gleichen Bedingungen direkt proportional ($k$) zur Menge ist, mit welcher der ganze Organismus disponiert ($R_0$), und indirekt proportional zur Menge, welche der restliche Teil des Organismus verbraucht ($R_0 - R_x$). Diese Beziehung kann somit durch folgende Gleichung ausgedrückt werden:

$$R_x = k \frac{R_0}{R_0 - R_x}.$$

In der postembryonalen Entwicklung der Insekten, wo es sich bei den imaginalen und larvalen Strukturen um ausgedehnte, von verschiedenen

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



Gewebearten gebildete Teile des Organismus handelt, kann vorausgesetzt werden, daß der Verbrauch beider Strukturen ($R_i$ und $R_0 - R_i$) direkt proportional zu ihrer Größe ist, so daß

$$R_i = k' \frac{M_0}{M_0 - M_i} = k' \frac{M_0}{M_l},$$

wobei $R_i$ die den imaginalen Körperanteilen zur Verfügung stehende Nährstoffreserve ist, $M_0$ die Masse des Gesamtorganismus, $M_i$ die Masse aller imaginalen Anteile, d. i. die den Gradient-Faktor enthaltende lebende Masse, $M_l$ die Masse aller larvalen Anteile, d. i. die lebende Masse ohne eigenen Wachstumsfaktor, die nur bei Anwesenheit des Juvenilhormons wachsen kann, $k'$ die Konstante.

Bei Holometabolen, deren larvale Anteile in der letzten Larvalperiode neben verhältnismäßig kleinen imaginalen Anteilen überwiegend den Insektenkörper bilden (Imaginalscheiben, $M_i \ll M_l$), ist die Nährstoffmenge wesentlich größer als diejenige, mit der die imaginalen Anteile zur Zeit des gleichmäßigen Wachstums disponierten. Sie wird aber noch weiter vergrößert durch die Masse der larvalen Körperanteile, welche infolge ihrer Aktivitätsverminderung der Histolyse unterliegen. Diese Änderungen in der Nährstoffmenge, welche den imaginalen Anteilen nach dem Wegfall des Verbrauchs durch larvale Anteile zur Verfügung steht, sind an und für sich ein hinreichender Grund zur Erklärung der erwähnten Veränderungen in der Wachstumsbeschleunigung. Dasselbe Gesetz führt umgekehrt zu einem Ausgleich in der Schnelligkeit des Wachstums und damit zu seiner Verwandlung in das gleichmäßige Wachstum, wenn die larvalen Anteile in ihrem Wachstum durch das Juvenilhormon aktiviert werden, womit die Nährstoffmenge für die imaginalen Anteile verringert wird.

Parabioseversuche und Transplanationen von Corpora allata auf verschiedenen Stufen der einzelnen Instare zeigen, daß die Produktion des Juvenilhormons im Zeitraum zwischen zwei aufeinanderfolgenden Häutungen nicht gleichmäßig verläuft (Wigglesworth, 1936 u. a.; B. Scharrer, 1946 u.a.), sondern daß neben einer kurzen Periode der maximalen Aktivität ungefähr in der Mitte jeder Zwischenhäutungsperiode, nahe den eigentlichen Häutungen Zeiträume bestehen, in welchen die Corpora allata unwirksam sind. Diese Beobachtung stimmt völlig überein mit den Ergebnissen morphologischer und histologischer Untersuchungen über die Veränderungen der Corpora allata im Verlauf der einzelnen Instare (Wigglesworth, 1936; Mendes, 1948; Novák, 1951 b), daß ihr Volumen nach jeder Häutung allmählich bis zu einem gewissen Maximum zunimmt und sich dann wieder allmählich verringert. Die Periode des Maximalvolumens hängt mit dem Maximum der histologisch nachweisbaren Sekretionstätigkeit zusammen. Histologische Befunde lassen auch erkennen, daß der Periode mit einer Sekretionsaktivität der Corpora allata eine Periode der intercerebralen Sekretion vorangeht und Experi-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



mentalergebnisse beweisen die Unentbehrlichkeit des Aktivationshormons fur die normale Funktion der Corpora allata. Es ist daher zu ersehen, daß die Funktion der Corpora allata ebenso wie die Funktion anderer Körperteile abhangig ist von dem durch das Aktivationshormon bewirkten Impuls, gegebenenfalls von seinem Reiz, der durch das Hormon der Thoraxdrusen ausgelost wird. Dies ist auch durchaus zu erwarten, wenn der ektodermale Ursprung der Corpora allata in Betracht gezogen wird.

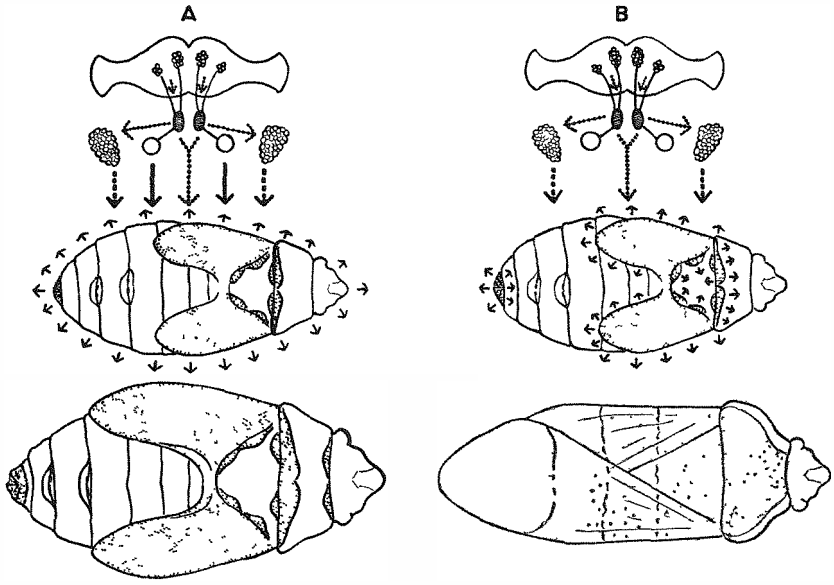


Fig. 8. Schema der Einwirkung der Metamorphosehormone auf die Formenentwicklung des letzten Larvalinstars A — unter Mitwirkung des Juvenilhormons, B — in Abwesenheit des Juvenilhormons. Obere Reihe — die einwirkenden Hormone (schematisch), mittlere Reihe — das beeinflußte Stadium, untere Reihe — das Resultat A — uberzahlige Larve, B — normale Imago. Punktierte Pfeile — das Aktivationshormon, gestrichelte Pfeile — das Hautungshormon, volle Pfeile — das Juvenilhormon, kurze Pfeile — die wachsenden Korperteile, punktierte Flachen — die Gradient-Faktor enthaltenden Korperteile (nur die wichtigsten werden dargestellt)

Die Beobachtungen der zeitlichen Funktionsgliederung bei den Corpora allata in der Larvalperiode entsprechen völlig den oben angefuhrten Erkenntnissen von der zeitlichen Einteilung des gleichmaßigen und ungleichmaßigen Wachstums in jedem Instar. Diese Übereinstimmung ist eine überzeugende Bestatigung der Feststellung, daß das gleichmaßige Wachstum von der Wirkung des Juvenilhormons abhängig ist. Es kann daher folgender Schluß gezogen werden (Novák, 1951 b): Die Sekretionstätigkeit der Corpora allata und ebenso die Funktion der anderen

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



größeren Organe vermindern sich in der Zeit der eigentlichen Häutungen auf ein Minimum. Da nun das Juvenilhormon dauernd aus dem Blut entfernt wird — seine Exkretion durch die Malpighischen Schläuche dürfte daran hauptsächlich beteiligt sein (vgl. Bounhiol, 1953) — sinkt seine Konzentration in der Hämolymphe in der Nähe jeder Häutung unter das Wirksamkeitsminimum.

In jedem Instar ist daher eine bestimmte Zeit notwendig, bis die minimale wirksame Konzentration wieder erreicht wird (vgl. Fig. 7). In diesem Zeitraum können dann nur diejenigen Körperteile wachsen, die ihren eigenen Wachstumsfaktor (Gradient-Faktor) enthalten, also die imaginalen Körperanteile. Erst nachdem eine wirksame Konzentration des Juvenilhormons erreicht ist, beginnt das von ihm abhängige Wachstum der larvalen Körperanteile. Das Wachstum des Insektenkörpers im Verlauf eines jeden Instars besteht also aus einer Anfangsperiode des ungleichmäßigen (allometrischen) Wachstums imaginaler Anteile, auf welche dann die Periode des gleichmäßigen (isometrischen) Wachstums des ganzen Körpers folgt. Die Summe des allometrischen Mehrzuwachses imaginaler Körperanteile bildet die morphologische Grundlage, aus der im Metamorphoseverlauf die Imago entsteht. Ein Vergleich des allometrischen Mehrzuwachses bei Heterometabolen und Holometabolen zeigt, daß dieser Zuwachs bei den letzteren wesentlich geringer ist, was auf eine mehr kontinuierliche Funktion ihrer Corpora allata hinweist.

Diese Schlußfolgerungen enthalten auch die natürliche Erklärung für die zeitweilige Unterbrechung der Corpora allata-Funktion im letzten Larvalinstar (Novák, 1951 b). Die Menge des Juvenilhormons, die vom gleichen Volumen der Corpora allata in die gleiche Blutmenge während eines gleichen Zeitraums ausgeschieden wird, verringert sich nämlich in jedem folgenden Instar, weshalb es auch immer etwas länger dauert, bis die minimale wirksame Konzentration erreicht wird. Es ist dies eine Folge der im Hinblick auf Blutmenge und Körpervolumen relativen Verkleinerung der Corpora allata-Oberfläche, die durch das Verhältnis zwischen dem Wachstum von Fläche und Volumen gegeben ist. Die Bedeutung dieser Abhängigkeit ergibt sich aus der Tatsache, daß die Diffusion des Juvenilhormons wegen des offenen Kreislaufs der Insekten nur durch die Drüsenoberfläche möglich ist und daher durch ihren Umfang beschränkt wird. Das bedeutet also, daß die Hormonproduktion ($P$) während einer bestimmten Zeiteinheit unter sonst gleichen Bedingungen direkt proportional ($k$) nicht nur zum Volumen ($V$) sondern auch zur Oberfläche ($S_a$) der Corpora allata ist, wobei sie begreiflicherweise in indirekte proportionaler Beziehung zur Blutmenge ($V_b$) bzw. zum Totalvolumen des Insektenkörpers steht. Diese Beziehung kann durch folgende Gleichung ausgedrückt werden (Novák, 1951 b):

$$P = k \frac{S_a \cdot V_a}{V_b}.$$

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



Da die Oberfläche mit dem Quadrat, das Volumen aber mit dem Kubus wächst, ergibt sich als notwendige Folge, daß die hormonale Produktivität in einer Zeiteinheit mit dem Wachstum des Körpers abnimmt und daß daher die minimale Konzentration des Hormons in jedem folgenden Instar immer etwas später erreicht wird. Dagegen verlängert sich bei den meisten Insekten die Dauer der einzelnen Instare mit Ausnahme des letzten nur unwesentlich. Das hängt wahrscheinlich mit der Bildung endokriner Drüsen zusammen, welche die für die Induktion des Häutungsgeschehens unentbehrlichen Hormone (Aktivations- und Häutungshormon) bilden. Die Quelle des Aktivationshormons, einige wenige neurosekretorische Zellen, die an der Oberfläche des dorsalen Teiles des Protocerebrums verstreut sind, ist von der Größe ihrer Oberfläche praktisch unabhängig und dasselbe gilt von den meisten reich verzweigten Thoraxdrüsen, so daß hier eine ähnliche weitreichende Abhängigkeit begründet nicht vorausgesetzt werden kann. Da sich in jedem folgenden Stadium der Augenblick, in dem die minimale wirksame Konzentration erreicht wird, gegen das Ende des Instars verschiebt, verlängert sich dadurch mit jedem Instar unter dem Einfluß des Juvenilhormons die Periode des ungleichmäßigen Wachstums auf Kosten der Periode des gleichmäßigen Wachstums. Dieser Vorgang kommt in einer Vergrößerung des allometrischen Mehrzuwachses zum Ausdruck, die bedeutender ist, als es der einfachen geometrischen Reihe entsprechen würde.

Früher oder später kommt es dann notwenigerweise zu einem Instar, in dem eine wirksame Konzentration des Juvenilhormons noch in dem Augenblick überhaupt nicht erzielt wird, wenn das weitere Wachstum und damit auch die Produktion von Juvenilhormon durch die nachfolgende Häutung wieder unterdrückt wird (vgl. Fig. 7). Da aus diesem Grunde das Wachstum der larvalen Körperanteile in diesem Instar nicht aktiviert wird, können nur die den Gradient-Faktor enthaltenden imaginalen Körperanteile wachsen. Das Wachstum der larvalen Anteile kommt zum Stillstand und darüber hinaus wird ihre Lebensfähigkeit soweit herabgesetzt, daß sie teilweise oder ganz der Histolyse zum Opfer fallen, also von den proteolytischen Fermenten der Imaginalzellen zerstört werden. Das ist dann das letzte Larvalinstar und der Beginn der Verwandlung.

Der Verfasser nahm Wachstumsmessungen an Corpora allata in der Zeit vom Beginn des ersten bis zum Beginn des letzten Instars bei 18 verschiedenen Arten von 8 verschiedenen Ordnungen vor (Novák, 1954). Die Ergebnisse zeigten, daß neben der erwähnten Verkleinerung der Corpora allata-Oberfläche im Verhältnis zum Corpora allata-Volumen auch eine wesentliche relative Verkleinerung des Corpora allata-Volumens zum Totalvolumen des Körpers eintritt. Diese Verkleinerung ist eine Folge des langsameren Wachstums, das bedeutend geringer ist als bei den verschiedenen Strukturen der Körperoberfläche (z. B. Länge der Schie-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



nen, Breite des Kopfes und Pronotums (und nur um ein geringes schneller als beim Nervensystem) Gehirn, Frontalganglion, das zu den am langsamsten wachsenden Körperteilen gehört; vgl. Fig. 6. Aus den Messungen ergibt sich, daß die Unterschiede im angeführten Verhältnis viel zu groß sind, als daß sie in dieser Hinsicht nicht in Erscheinung treten könnten und andererseits daß sie groß genug sind, um die Produktionsverlangsamung beim Juvenilhormon zu erklären.

Da zu den larvalen Körperteilen auch die Thoraxdrüsen gehören, unterliegen auch diese mehr oder weniger der vollkommenen Histolyse. Darin besteht auch die Ursache, weshalb bei den erwachsenen Insekten mit Verwandlung keine Häutung eintritt. Es ist somit der Eintritt jenes Larvalinstars, in dem eine minimale wirksame Konzentration des Juvenilhormons nicht mehr erreicht wird und das daher zum letzten Instar wird, eine Folge der allmählich sich verlangsamenden hormonalen Produktivität der Corpora allata. Diese Beziehung zwischen dem Wachstum der Corpora allata und dem des ganzen Insektenkörpers ist bei der gegebenen Art durch ihre Eigenschaften bedingt und daher bei den meisten Insekten erblich. Es kann daher Wigglesworth (1954) nicht völlig beigepflichtet werden, wenn er schreibt "it is not the corpus allatum itself which counts the instars", wenn auch diese Beziehung sicherlich bei einer Art mehr, bei der anderen weniger von inneren und äußeren Faktoren durch Vermittlung der Metamorphosehormone beeinflußt wird.

Die negative Wirkung des Juvenilhormons auf die Metamorphose erfordert daher weder eine Hemmung des Wachstums imaginaler Körperanteile, noch eine spezifische Beeinflussung larvaler Anteile. Der Unterschied in seiner Wirkung auf imaginale und larvale Gewebe ist nur durch die Unfähigkeit der letzteren zum Wachstum bei seiner Abwesenheit gegeben. Das langsamere Wachstum imaginaler Anteile bei Anwesenheit des Juvenilhormons, eine notwendige Auswirkung des Gesetzes der inneren Verbrauchskorrelation, bedeutet durchaus nicht, daß dieses Hormon auf das Wachstum der Imaginalgewebe keine ebenso positive Wirkung ausübt wie auf das Wachstum der Larvalgewebe. Der Widerspruch zwischen den Eigenschaften des Juvenilhormons als metabolischer und Wachstumsstimulator und seinem negativen Einfluß auf die Verwandlung ist somit nur scheinbar. Es ist dann ganz natürlich, wenn dieses Hormon für das Wachstum einiger imaginaler Körperteile in der Adultperiode sogar unentbehrlich ist (Ovarialfollikel, akzessorische Drüsen des Männchens).

Auf dieser Grundlage ist auch die bisher nicht geklärte metamorphosefördernde Wirkung des Corpus allatum im letzten Larvalinstar zu deuten. Wird der *Rhodnius prolixus*-Nymphe des letzten Instars das Corpus allatum durch Dekapitation entzogen, so erhält man, wie Wigglesworth (1948) gezeigt hat, eine Imago mit etwas unvollkommen entwickelten imaginalen Körperteilen (Flügel, Genitalanhänge). Das Corpus allatum bildet wahrscheinlich auch hier eine bestimmte Menge von Juvenilhor-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



mon, die zwar zu einer Aktivierung des Wachstums larvaler Körperanteile nicht ausreicht, aber für die Wachstumsbeschleunigung bei imaginalen Strukturen genugt und fur ihre normale Entwicklung unerläßlich ist[1]).

Dieser Fall darf allerdings nicht mit der loco citato beschriebenen positiven Wirkung des Corpus allatum der letzten Nymphe des V. Sta-

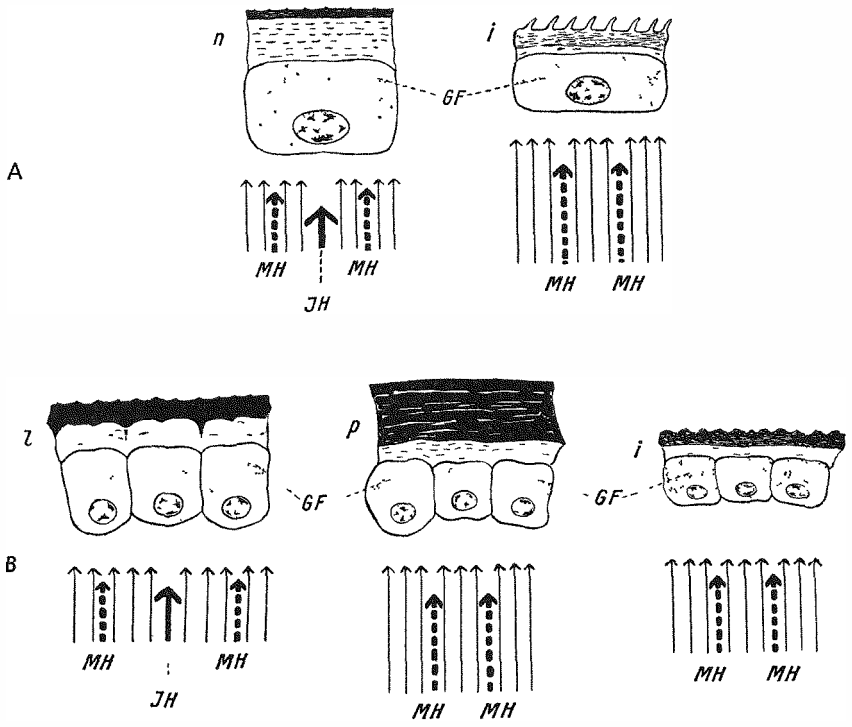


Fig. 9. Schema der hypothetischen Einwirkung der Metamorphosenhormone auf die Form und Sekretion der Epidermiszellen. A — bei den Heterometabolen, B — bei den Holometabolen. GF — Gradient-Faktor, MH (gestrichelte Pfeile) — Hautungshormon, JH (volle, fette Pfeile) — Juvenilhormon, volle dunne Pfeile — die verhaltnismaßige Zeitlange der Einwirkung aller anderen Wachstumsunerlaßlichen Faktoren, n — Nymphe, l — Larve, p — Puppe, i — Imago.

diums oder der frisch gehäuteten Imago auf Nymphen des vorletzten und der jüngeren Instare verwechselt werden. Die Implantation verursachte hier sichtlich eine zeitweilige Funktionsverminderung der wirtseigenen Corpora allata und damit auch eine Verlängerung der Periode des ungleichmäßigen Wachstums auf Kosten der Periode des gleichmäßigen Wachs-

[1]) Die entstandene nymphoide Imago soll als ein Zufall der regressiven Metathetelie klassifiziert werden.



DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



tums, wodurch die beobachtete Beschleunigung der Differenzierung imaginaler Körperanteile hervorgerufen wird.

Die oft beobachtete funktionshemmende Wirkung des implantierten Corpus allatum auf das wirtseigene Corpus allatum (vgl. PFLUGFELDER 1939; BODENSTEIN, 1947; WIGGLESWORTH, 1954), die sich allerdings nicht immer in einer Atrophie äußern muß, ist leicht zu erklären, wenn in Betracht gezogen wird, daß das Corpus allatum keinen Muskel- oder anderen Mechanismus besitzt, der die Ausschwemmung des Inkrets in die Hämolymphe besorgen würde, so daß sie nur durch Diffusion erfolgen kann. Wenn nämlich das implantierte Corpus allatum eine Steigerung der hormonalen Konzentration in der Hämolymphe herbeiführt, die im gegebenen Zeitpunkt größer ist als im Zellplasma des wirtseigenen Corpus allatum, dessen Sekretion noch nicht begonnen hat oder sich auf einer sehr niedrigen Anfangsstufe befindet, so wendet sich das Konzentrationsverhältnis zum Nachteil der Wirtsdrüse. Die hormonale Diffusion in die Hämolymphe wird unmöglich gemacht und dadurch die weitere Hormonproduktion unterdrückt, was zu degenerativen und anderen Erscheinungen in der Drüse führen kann. Wenn dabei das implantierte Corpus allatum die bisher hinreichende Hormonmenge nicht mehr hervorbringt, so kann dadurch der Augenblick, in dem die minimale wirksame Konzentration des Juvenilhormons im Blut erreicht wird, hinausgeschoben werden. Die Folge ist dann die oben beschriebene Verlängerung der Periode des ungleichmäßigen Wachstums und die dadurch bedingte fortgeschrittenere Differenzierung. Auf dieser Grundlage kann wahrscheinlich auch die Hypertrophie der Corpora allata nach Exstirpation der Ovarien bei den Weibchen von *Calliphora erythrocephala* (E. THOMSEN, 1946) erklärt werden, die sichtlich eine Anhäufung des Hormons in der Hämolymphe nach sich zieht.

Das bisher über die Funktion des Gradient-Faktors und des Juvenilhormons in der Formendifferenzierung Gesagte besitzt Gültigkeit für das als Metamorphose bezeichnete Differenzierungsgeschehen in seiner sozusagen im morphologischen Maßstab aufgefaßten Gesamtheit. Die Anwesenheit oder Abwesenheit des als Gradient-Faktor bezeichneten Wachstumsfaktors entscheidet nach der vom Verfasser vorgelegten Hypothese darüber, ob sich ein gegebener Körperteil bei Abwesenheit des Juvenilhormons weiter entwickeln wird oder ob sein Wachstum aufhört. Aus den bisherigen Ausführungen ergibt sich auch die Beziehung des Gradient-Faktors zu den anderen zwei Metamorphosehormonen, dem Aktivations- und Häutungshormon.

Schon der Wirkungsmechanismus beider Hormone zeigt, daß es sich hier nicht um einen selektiven Einfluß auf imaginale Körperanteile handelt, wie manche Autoren annahmen. Es ist auch vorläufig kein eindeutiger Beleg dafür vorhanden, daß das eine oder andere Hormon auf das Imaginalgewebe unmittelbar einwirken würde, also anders als durch

DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/



Induktion des Häutungsprozesses. Die von WILLIAMS (1952) beobachtete Wirkung auf die Unterbrechung der Diapause von Spermatozyten in vitro ist keinesfalls maßgebend, da in anderen Umständen eine ähnliche Wirkung auf die embryonale Diapause auch nur von der physiologischen Lösung ausgeübt wird (vgl. BĚLAŘ, 1929; BUCKLIN, 1953).

Das Verhältnis des Gradient-Faktors zu den verschiedenen histogenetischen Prozessen, die während der Metamorphose im Insektenkörper ablaufen — vom Experimentalstandpunkt aus sind diese bisher nur in der Epidermis näher bekannt, vgl. WIGGLESWORTH, 1936, 1940, 1954; PIEPHO 1938 u. a.; WIEDEBRAUCK-MAYER, 1952 u. a. — ist als engste, gegenseitig bedingende Beziehung aufzufassen: Die einzelnen histogenetischen Vorgänge bzw. die in ihrem Verlauf sich bildenden Stoffe bestimmen die Verteilung des Gradient-Faktors dadurch, daß sie ihn dort, wo sie entstehen, inaktivieren. Umgekehrt ist die Anwesenheit des aktiven Gradient-Faktors, sofern er nicht durch das Juvenilhormon substituiert wird, die Vorbedingung für den weiteren Verlauf der Histogenese. Das Ergebnis dieser gesetzmäßigen, artspezifisch ständigen Wechselwirkung ist gerade die Formenentwicklung.

Dieses Ergebnis, also die endgültige Formung der einzelnen Körperteile, ist allerdings nicht nur vom Gradient-Faktor, sondern auch von den anderen Hormonen und den durch sie vermittelten Einflüssen (z. B. Dauer der entsprechenden Zwischenhäutungsperiode, innere Verbrauchskorrelation sowie von der unmittelbaren Einwirkung äußerer Faktoren (Temperatur, Feuchtigkeit, Nahrung) abhängig. Die Determination der Epidermiszellen im Metamorphoseverlauf kann mit dem in der Fig. 9 enthaltenen Schema veranschaulicht werden.

Hinsichtlich der Verteilung des Gradient-Faktors ist vorauszusetzen, daß er ursprünglich in allen Keimteilen gleichmäßig enthalten ist und erst im Verlauf der stofflichen Differenzierung in den einzelnen Körperteilen inaktiviert wird, wodurch ihre Teilung in larvale und imaginale Strukturen bewirkt wird. Wie Versuche mit einer Entfernung der Quelle des Juvenilhormons zeigen, ist diese Teilung bei den meisten Insekten ungefähr zu Ende der embryonalen Entwicklung abgeschlossen. Diese Auffassung von der Formenentwicklung läßt eine Reihe von Problemen entstehen, deren Lösung der künftigen Forschung vorbehalten bleibt. Es sind Gründe vorhanden, welche für eine Teilnahme des Gradient-Faktors an den Vorgängen außerhalb des eigentlichen Metamorphosegeschehens sprechen (NOVÁK, 1955 a). Vom Verfasser wurde auch die Möglichkeit einer Verallgemeinerung dieser Konzeption auf das Wesen der Morphogenese bei den Lebewesen überhaupt zugelassen (NOVÁK, 1955 b).

(Schluß im nächsten Heft.)



DOI: 10.21248/contrib.entomol.6.3-4.205-239

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Beiträge zur Entomologie = Contributions to Entomology

Jahr/Year: 1956

Band/Volume: 6

Autor(en)/Author(s): Novak Vladimir Jan Amos

Artikel/Article: Versuch einer zusammenfassenden Darstellung der postembryonalen Entwicklung der Insekten. Die Gradient-Faktor-Theorie der Insektenmetamorphose. 205-239